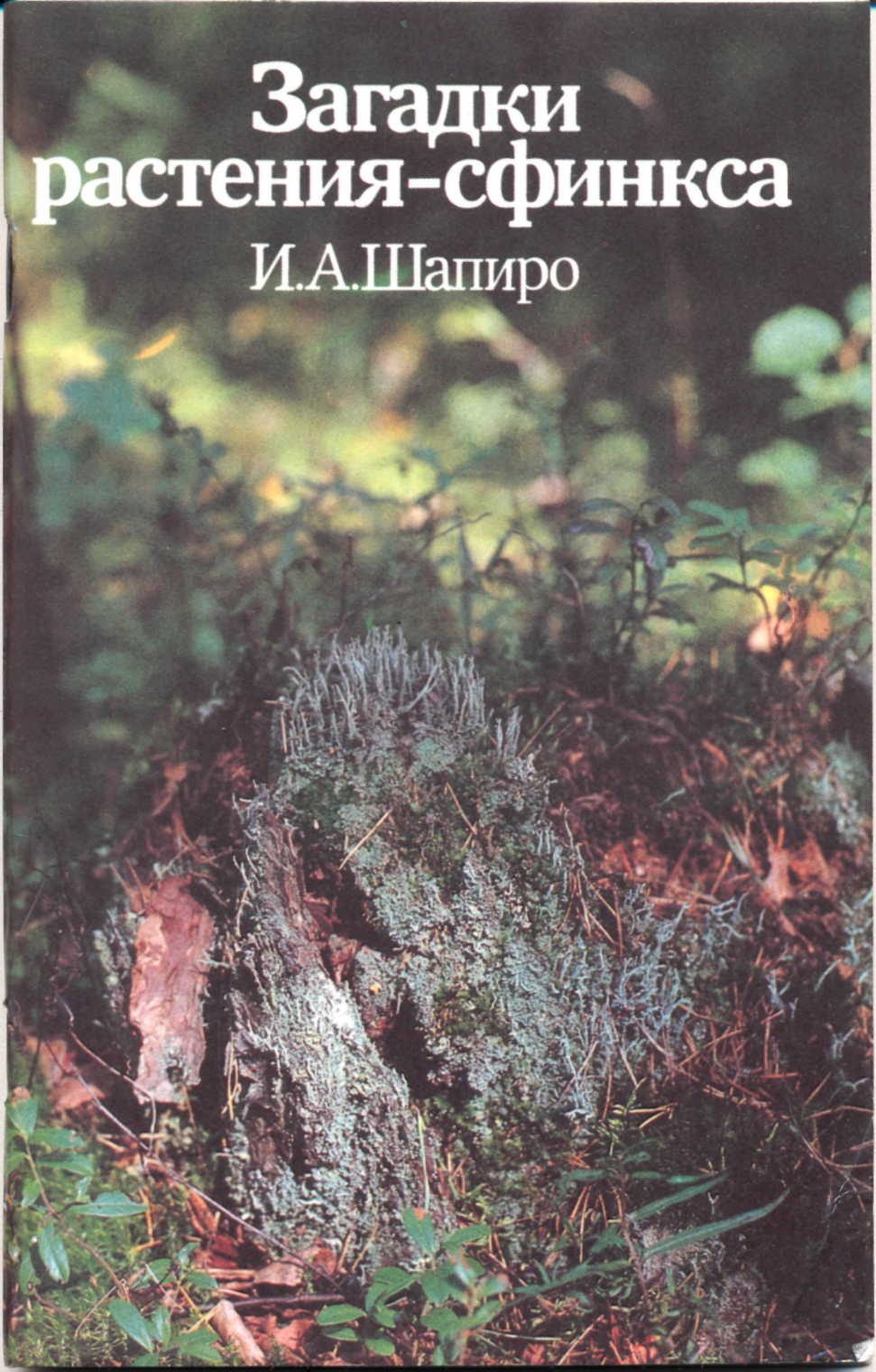
VISIT…

Загадки растения-сфинкса

И.А.Шапиро



И.А. Шапиро

Загадки растения-сфинкса

ЛИШАЙНИКИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ

ЛЕНИНГРАД ГИДРОМЕТЕОИЗДАТ 1991

ББК 28.588
Ш24

Рецензенты: канд. биол. наук Г. Э. Инсаров, д-р биол. наук Ю. Л. Мартин

Шапиро И. А.
Ш24 **Загадки** растения-сфинкса. Лишайники и экологический мониторинг. Л., Гидрометеоиздат, 1991, стр. 80, с ил. 96.

ISBN 5—286—00323—0

Для того чтобы понимать и оценивать, какие изменения происходят на нашей планете под воздействием человека, а также управлять этим воздействием, в рамках программы ЮНЕСКО «Человек* и биосфера» создана система глобальной службы экологического мониторинга. Одно из первых мест среди объектов мониторинга занимают лишайники. Использование этих удивительных организмов для прогнозирования и контроля за состоянием окружающей среды связано с их высокой чувствительностью к загрязнению.

В книге, адресованной широкому кругу читателей, излагаются последние научные достижения, раскрывающие некоторые тайны лишайникового симбиоза, биологии и физиологии лишайников как биоиндикаторов загрязнения окружающей среды.

Ш $\frac{1502000000-031}{069(02)-91}$ 60-91 ББК 28.588

Научно-популярное издание

Шапиро Ирина Александровна

ЗАГАДКИ РАСТЕНИЯ-СФИНКСА
(Лишайники и экологический мониторинг)

Редактор Н. Ю. Попова. Художник И. Г. Архипов.
Художественный редактор Б. А. Бураков. Технический редактор Н. И. Перлович.
Корректор Л. И. Хромова.

И Б № 1969.

Сдано в набор 17.07.90. Подписано в печать 28.02.91. Формат 84Х108'/к. Бумага книжная. Гарнитура литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 5,04 с вкл. Усл. кр.-отт. 7,98. Уч.-изд. л. 5,35. Тираж 47 600 экз. Индекс ПЛ-46. Заказ №> 4276. Цена 60 коп.

Гидрометеоиздат. 199226, Ленинград, ул. Беринга, 38.
443086, г. Самара, проспект Карла Маркса, 201. Ордена Трудового Красного Знамени тип. издательства Самарского обкома КП РСФСР.

ISBN 5—286—00323—0

© **Гидрометеоиздат, 1991**

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 4
Будьте знакомы — лишайники . . . . . —
Немного истории 6
Как устроено тело лишайников? 8

Глава I. Самые выносливые и самые чувствительные в мире 11
Способ пережить тяжелые времена . . . . . —
Углеводный обмен 15
Азотный обмен 19
Минеральное питание 22

Глава II. Дружба или вражда? 26
Разложение на составляющие . . . . . —
Искусственный синтез лишайника 27
Как гриб и водоросль находят друг друга? 30
Последствия совместной жизни 32
Выгодно ли жить в симбиозе? 34

Глава III. Долгожители Земли 37
Продление рода . . . . . —
Рост и долголетие 44
Что мешает росту? 47
Как и когда возникли на Земле лишайники? 49

Глава IV. Уникальная химия 51
Как и где синтезируются лишайниковые кислоты? 52
Участие кислот в жизни лишайников 54
Отважные первопроходцы 57
Лишайники среди своих соседей 59
Использование человеком 60

Глава V. Верные помощники 63
Указатели приближающейся беды 64
Насколько пустынны «лишайниковые пустыни»? . . . 66
Составление карт 70
Отношение к смертоносным лучам 72

Заключение 74

Указатель ботанических названий 75

Список литературы 78

Светлой памяти моего мужа,
Наума Львовича Мошенского

ВВЕДЕНИЕ

Будьте знакомы — лишайники

Вы идете по сухому сосновому бору. Под ногами похрустывают сероватые кустики. Их часто называют оленьим мхом, или ягелем, и даже лес, в котором обитают такие растения, известен как бор-беломошник. Но на самом деле это не мох, а лишайники. Вот аккуратные округлые башенки кладины звездчатой. Рядом лохматенькая кладина лесная, а дальше — крупные, сильно изрезанные лопасти цетрарии исландской. Трухлявый пень весь зарос разнообразными кладониями, а поверхность стволов деревьев покрыта гипогимниеи вздутой и псеудэверниеи шелушистой. В темном еловом лесу с ветвей свисают бороды уснеи длиннейшей. После дождя все эти жесткие и хрупкие растеньица преображаются, становятся мягкими и бархатистыми на ощупь, многие приобретают яркую зеленую окраску. Удивительно меняется во влажном состоянии лишайник пельтигера пупырчатая. В сухую погоду его серые лопасти скручены, и их трудно заметить среди травы и мха. Но вот брызнул дождь — и лопасти распрямились, их изумрудная гладкая верхняя поверхность резко контрастирует с белой нижней.

Однако лишайники можно встретить не только в лесу. Присмотритесь внимательно, и на деревянном заборе или старой крыше сарая вы увидите плотно прилегающие к поверхности желтые диски ксантории настенной. Настоящее царство лишайников радует глаз в полярной тундре. В некоторых районах тундра почти сплошь покрыта «ягелем», т. е. разными видами кладоний, которые играют важную роль в рационе северных оленей. В горах же преобладают так называемые накипные лишайники, которые так плотно прикрепляются к поверхности камней, что ботаники-коллекторы вынуждены скалывать их вместе с кусками горных пород.

Всего на земном шаре насчитывается более 20000 видов лишайников, и ежегодно лихенологи (ученые, изучающие эти растения) вновь открывают ранее неизвестные виды.

С тех далеких пор, как человек обратил внимание на лишайники, и до наших дней они продолжают загадывать ему все новые загадки и служат предметом внимательного изучения, а порой и горячих споров. Одна из таких загадок приобретает особенно важное значение сейчас, в век научно-технической революции, когда так остро стоит задача сохранить для потомков в чистоте окружающую нас природу — источник жизни. Дело в том, что скромные лишайники могут оказать ученым неоценимую услугу как индикаторы загрязнения среды.

Еще в 1866 году известный лихенолог В. Нюландер заметил, что в Люксембургском саду Парижа вследствие появления дыма и газов исчезают некоторые виды лишайников. Этим наблюдениям не придавали особого значения, пока развитие промышленности не стало катастрофически сказываться на состоянии лишайников в индустриальных районах. В 1926 году шведский ученый Р. Сернандер опубликовал данные своих лихенологических исследований в Стокгольме. По обилию лишайников он разделил город на три зоны. Центр города с железнодорожными станциями, фабриками и заводами получил название «лишайниковая пустыня» из-за полного отсутствия этих растений. Вокруг бесплодной зоны лишайниковая флора была бедной, на стволах деревьев и камнях встречались лишь единичные экземпляры. Эта часть города получила название «зона борьбы». Еще дальше, на окраинах, располагалась «нормальная зона» с обычным «набором» лишайников.

Советские лихенологи Н. С. Голубкова и Н. В. Малышева проследили изменение лишайниковой флоры города Казани почти за 100 лет — с 1883 по 1976 год. Сравнив данные за 1976 год с данными за 1913 год, они обнаружили, что по мере развития городского транспорта, промышленности и других видов антропогенного воздействия исчезло 49 видов лишайников.

Многочисленные наблюдения в районах промышленных объектов в разных странах показали прямую зависимость между загрязнением атмосферы и сокращением численности определенных видов лишайников. Были составлены специальные шкалы, отражающие эту зависимость. Пользуясь одной из таких шкал, 15 000 английских

школьников всего за один 1971 год исследовали распространение лишайников на всей территории Великобритании и составили карту загрязненности атмосферы.

Чтобы понять, почему лишайники так чувствительны к изменениям состояния окружающей среды, и более успешно использовать их «услуги» в природоохранной деятельности, необходимо ближе познакомиться с этими удивительными растениями.

Немного истории

До конца 60-х годов прошлого столетия лишайники рассматривали как обычные целостные растения, а видимые под микроскопом зеленые клеточки внутри их тела считали хлорофиллоносной тканью (теория Вальрота). Однако в 1867 году русские ботаники А. С. Фаминцын и И. В. Баранецкий открыли, что зеленые клетки в лишайнике — нечто иное, как одноклеточные водоросли, которые после изоляции из лишайника могут делиться, образуя настоящие зооспоры. В том же 1867 году швейцарский ученый С. Швенденер доказал, что лишайник есть сочетание гриба с водорослью. Через два года немецкий ботаник А. де Бари для обозначения сущности взаимоотношений этих растений ввел термин «симбиоз», т. е. сожительство двух организмов.

Замечательный русский ученый К. А. Тимирязев в 1885 году посвятил лишайникам одну из своих блестящих публичных лекций, которую назвал «Растение-сфинкс». Характеризуя открытие двойственной природы лишайников, он сказал: «...Не может ли реальная действительность порой оправдать фантазию поэтов и художников, не найдется ли в каком-нибудь забытом уголке природы чудовищных, сложных существ, представляющих такое сочетание или агломерат двух совершенно разнородных организмов, каковы эти мифологические полугады, полуптицы, полулюди, полузвери? Натуралисту, на первый взгляд, такой вопрос должен показаться чем-то невозможным, просто абсурдом. И потому понятно было изумление ботаников, когда несколько лет тому назад такое загадочное существо, подобно сфинксу, представляющее полное слияние совершенно разнородных и самостоятельных организмов, относящихся к двум различным классам, нашлось в природе,— когда оказалось, что мы все его давно знаем, что оно встречается решительно на каждом шагу» [19].

Каких только теорий, ставивших целью объяснить сущность взаимоотношений между грибом и водорослью в лишайнике, с тех пор не возникало! Так, например, **И. Рейнке** считал, что гриб и водоросль в лишайнике составляют неделимое целое, «консорций», который и по строению и по функциям соответствует любому зеленому растению. Другой ученый, А. де Бари, развил теорию «мутуалистического симбиоза», из которой следовало, что оба компонента симбиотического агрегата полезны друг другу. Эта идея гармонии и «сотрудничества» казалась очень привлекательной. В частности, К. А. Тимирязев утверждал в уже упомянутой лекции, что «симбиоз является прямой противоположностью паразитизма. Паразитизм — это борьба на смерть, симбиоз — мирная ассоциация, основанная на взаимной пользе. Нам так прожужжали уши словом «борьба», к тому же понимаемым совершенно превратно, в самом грубом, узком смысле, что **как-то** особенно отрадно остановиться мыслью на этом мирном уголке природы, где два бессознательных существа подают пример разумного союза, направленного к обоюдной пользе» [19].

Однако дальнейшие наблюдения показали, что сожительство компонентов лишайника — отнюдь не идиллия. Крупный русский ботаник А. А. Еленкин в начале XX века рассматривал лишайники как «воздушные грибы», которые паразитируют на водорослях. Наблюдая совместно с А. Н. Даниловым за примитивными слизистыми лишайниками, Еленкин установил, что взаимоотношения гриба и водоросли часто становятся враждебными. Под влиянием внешних условий, благоприятствующих то грибу, то водоросли, партнеры попеременно угнетают один другого. Чаще всего гриб является одновременно и сапрофитом, и паразитом, т. е. питается как продуктами жизнедеятельности водоросли, так и самим ее телом. Поэтому А. А. Еленкин назвал взаимоотношения двух этих организмов эндопаразитосапрофитизмом, а английский лихенолог Дж. Кромби определил их как «противоестественный союз пленной девицы — водоросли и тирана-хозяина гриба».

Но какие бы термины ни вводились для обозначения лишайников, главные вопросы — что заставляет водоросль и гриб существовать совместно, как зарождается их сожительство и какую пользу извлекает в этих условиях каждый партнер — оставались без ответа. Недаром в 1921 году А. Н. Данилов был вынужден признать: «В на-

блюдении над лишайниками нет недостатка, немало имеется ставших общеизвестными теорий о взаимоотношении гриба **и** водоросли в лишайниковом симбиозе, но экспериментально добытыми фактами литература о лишайниках крайне бедна» **[7].**

Безусловно, лишайники — трудный объект для изучения. Их медленный рост, трудность содержания в лабораторных условиях, особенности физиологии долго пугали исследователей. Лишь три последних десятилетия ознаменовались блестящими экспериментами, позволившими приподнять завесу загадок над растением-сфинксом.

Нам предстоит вслед за современными учеными заглянуть в тайники жизни лишайников. Но прежде всего — несколько слов о строении их необычного тела.

Как устроено тело лишайников?

В отличие от других растений, тело лишайника, которое называется слоевищем, или талломом, на корень, стебель **и** листья не расчленено. По внешнему строению лишайники делятся на три основные группы. Если слоевища плотно прилегают к субстрату в виде зернистого или пылистого налета либо в виде чешуек **и** корочек разной формы, то такие лишайники называются накипными. Если слоевища лишайников имеют вид более или менее расчлененных пластинок (лопастей), они называются листоватыми. Наконец, лишайники, которые имеют кустистое слоевище, состоящее из прямостоячих в разной степени разветвленных столбиков (подециев), называются кустистыми.

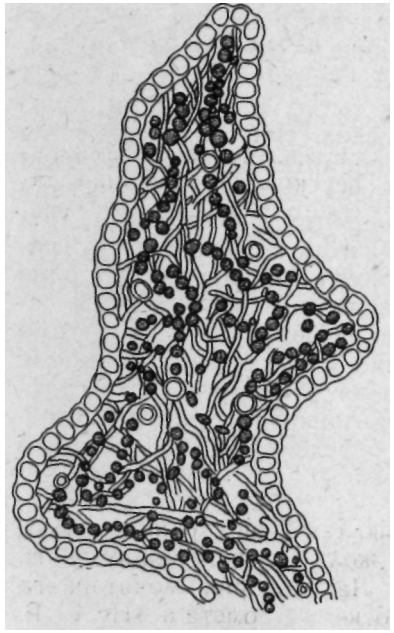


Рис. 1. Гомеомерное слоевище.

Не имея корней, лишайники довольно прочно прикрепляются к субстрату особыми выростами,

расположенными на нижней стороне таллома.

Изучение срезов лишайников под микроскопом показывает, что внутреннее строение этих организмов также неодинаково. Наиболее примитивно устроены некоторые накипные лишайники, у которых клетки водорослей равномерно распределены между нитями гриба (гифами) по всему слоевищу, как показано на рис. 1. Эти лишайники называются гомеомерными.

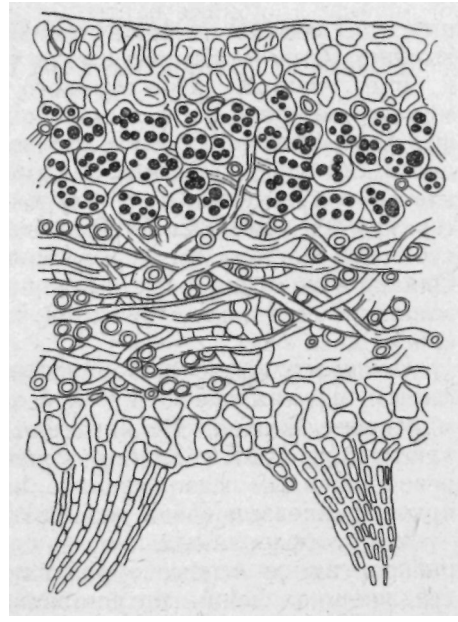


Рис. 2. Гетеромерное слоевище.

Талломы более высокоорганизованных лишайников имеют несколько слоев клеток, каждый их которых выполняет определенную функцию. Такие лишайники называют гетеромерными. Схематически слоевище гетеромерного лишайника изображено на рис. 2. Снаружи находится защитный коровой слой, состоящий из плотного сплетения грибных гиф и часто окрашенный в серый, коричневый, бурый, желтый, оранжевый и другие цвета. Под верхним коровым слоем размещается зона водорослей. Здесь расположены водорослевые клетки, окруженные тонкими грибными гифами. Чаще всего зона водорослей очень тонка, и поэтому все водоросли равномерно освещаются солнцем через коровой слой.

Ниже зоны водорослей лежит сердцевина. Это самый толстый слой, определяющий толщину всего лишайникового таллома. Бесцветные грибные гифы сердцевины лежат рыхло, так что между ними остается воздушное пространство. Это обеспечивает свободный доступ внутрь слоевища углекислого газа и кислорода, которые необходимы лишайнику для фотосинтеза и дыхания. Снизу таллом, как правило, защищен нижним коровым слоем.

Некоторые ученые проводили аналогию между слоеви-

шем листоватых лишайников и листовой пластинкой высших растений. В самом деле, тесно прилегающие друг к другу грибные гифы корового слоя лишайника напоминают кожицу листа, также выполняющую защитную функцию. Зону водорослей можно сравнить с той тканью листа, где располагаются хлорофиллоносные зеленые клетки и где происходит фотосинтез. Наконец, рыхлая сердцевина слоевища листоватых лишайников сходна с губчатой тканью листа, имеющей воздушные полости. Однако это сходство лишь внешнее, и его причины связаны с аналогичностью функций, которые выполняют части слоевища и лист.

На поверхности лишайникового слоевища располагаются округлые диски с узкой каемкой, напоминающие маленькие блюдца. Это апотеции, внутри которых созревают споры. Иногда апотеции очень малы и едва заметны невооруженным глазом, иногда, наоборот, хорошо видны, ярко окрашены и очень украшают тело лишайника.

У некоторых лишайников на слоевище или внутри него располагаются особые образования — цефалодии, представляющие собой ассоциацию гриба и синезеленой водоросли. Само слоевище таких лишайников обычно содержит зеленую водоросль. Таким образом, эти лишайники — уже не двух-, а трехкомпонентные организмы: в их состав входят зеленая и синезеленая водоросли, а также гриб. Водорослевый компонент лишайника называется фотобионтом, грибной — микобионтом. Следует предупредить читателей, что термин «фотобионт» появился в литературе о лишайниках сравнительно недавно. Раньше водоросли лишайникового слоевища называли фикобионтом, что в переводе с латинского означает «водорослевый житель», но после того как некоторые ученые стали относить синезеленые водоросли к цианобактериям, лихенологи сочли, что более точным будет название «фотобионт», т. е. фотосинтезирующий участник симбиоза.

Лишайники, растущие вблизи источников атмосферного загрязнения, если не исчезают совсем, то чаще всего теряют свой нарядный, привлекательный вид. На краях лопастей появляется беловатый налет, уменьшается размер слоевищ, диаметр апотециев. На грибных грифах в обилии появляются бактерии, клетки водорослей уменьшаются в размере, а иногда совсем погибают; бывает, что разрушается весь водорослевый слой таллома. Одним словом, лишайники выглядят больными. Попытаемся же понять сущность их заболевания.

ГЛАВА I. САМЫЕ ВЫНОСЛИВЫЕ И САМЫЕ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ В МИРЕ

За лишайниками давно укрепилось название «пионеры растительности». Эти организмы вообще широко распространены по земному шару, но особенно изумляют тем, что селятся в Арктике и Антарктиде, у кромки вечных снегов в горах и в безводных пустынях — короче говоря, в самых трудных для жизни условиях, где не решается поселиться ни одно другое многоклеточное растение.

Казалось бы, такая выносливость плохо увязывается с высокой чувствительностью лишайников к загрязнению окружающей среды. Знакомство с физиологическими особенностями лишайников поможет нам разобраться в этом противоречии.

Пожалуй, наиболее странная особенность лишайников, которая бросается в глаза даже неискушенному наблюдателю,— это их способность долгое время пребывать в сухом, обезвоженном состоянии, но при этом не погибать, а лишь приостанавливать все жизненные функции до первого увлажнения. Такое состояние, напоминающее летаргический сон сказочной Спящей Красавицы, называется анабиозом. Рассмотрим подробнее, в каких отношениях находятся лишайники с водой.

Способ пережить тяжелые времена

Слоевище лишайников лишено корней, проводящих сосудов, устьиц и других «хитроумных» приспособлений, с помощью которых цветковые растения регулируют содержание воды в своем теле. Поэтому влажность лишайникового таллома не постоянна и зависит от влажности окружающей среды. Недаром слоевище лишайников часто сравнивают с фильтровальной бумагой.

Сухие лишайники очень быстро впитывают влагу. Большинство листоватых и кустистых видов при погружении в воду или во время сильного ливня достигают полного насыщения за несколько минут, накипные виды насыщаются водой медленнее. Способность быстро насыщаться влагой лишайникам совершенно необходима: для отправления важнейших физиологических функций нужно успеть воспользоваться любым ее видом, будь то кратковременный дождь, роса, туман или тающий

снег. Если период увлажнения затягивается, например при непрерывных дождях, лишайник продолжает впитывать воду и наступает так называемое перенасыщение.

Вначале поступающая в лишайник вода заполняет главным образом межклеточное пространство, а в дальнейшем она смачивает стенки грибных гиф. Те гифы, стенки которых легко смачиваются, способны к быстрому набуханию и удержанию воды. У других гиф стенки «инкрустированы» лишайниковыми веществами (о которых мы расскажем позже) и практически не смачиваются. Эти гифы называются воздушными и создают в слоевище необходимый для газообмена запас воздуха.

На начальной стадии смачивания лишайника происходит набухание клеточных оболочек (мембран) слоевища. И только после проникновения воды в цитоплазму оболочки приобретают свое важнейшее свойство — полупроницаемость, т. е. способность пропускать одни растворы и задерживать другие. Поэтому поглощение воды лишайниковым слоевищем, по мнению советского лихенолога О. Б. Блюма, следует рассматривать не только как физический, но в какой-то мере и как физиологический процесс.

Несомненное преимущество лишайников по сравнению с высшими растениями состоит в том, что они способны поглощать не только воду, но и водяной пар. Водяной пар впитывается этими растениями в несколько тысяч раз медленнее, чем вода. Слоевище смачивается до тех пор, пока не устанавливается равновесие между его влажностью и относительной влажностью атмосферы. О. Б. Блюм помещал лишайники разных видов в камеру с относительной влажностью 100%. Оказалось, что некоторые из них продолжали поглощать влагу даже через 22 дня, правда, очень медленно. Даже в насыщенной водяным паром атмосфере лишайники поглощают лишь 40—60% того количества влаги, которое могли бы впитать при погружении в воду. Это объясняется тем, что при поглощении пара капельки воды внутри таллома и на его поверхности не образуются.

Способность впитывать водяной пар из атмосферы особенно важна для лишайников, обитающих в сухих местах. Немецкий ученый О. Ланге обнаружил, что влажность лишайника рамалина тощеобразная, произрастающего в Негевской пустыне (в Израиле), в утренние часы достигала 31% массы сухого вещества исключительно

за счет поглощения водяного пара из атмосферы. Этой влажности было достаточно, чтобы у растения происходил фотосинтез в течение трех часов после восхода солнца, пока температура воздуха не поднимается выше 20 °С. Однако увлажняться за счет водяного пара способны не все лишайники. Так, представители семейства коллемовых с простым гомеомерным слоевищем могут использовать влагу исключительно в жидком состоянии.

Быстро насыщаясь влагой, лишайники так же без задержки теряют ее в сухую погоду. При этом большая часть воды испаряется из насыщенного ею слоевища в первые часы высушивания, а оставшуюся часть влаги лишайник теряет гораздо медленнее. Быстрая потеря воды — это тоже приспособление к жизни в неблагоприятных условиях. Не имея возможности активно функционировать в периоды «стрессов», лишайник «благоразумно» отдает воду и впадает на это время в анабиотическое состояние. Если бы этого не происходило, то при повышенной температуре воздуха увлажненный лишайник нес бы огромные потери в процессе дыхания, а в морозы влага внутри его слоевища превращалась бы в лед и разрывала стенки клеток. Кроме того, все ферменты, «работающие» в живом организме лишайника, немедленно погибали бы в экстремальных условиях.

Однако способность лишайников быстро поглощать и испарять влагу, помогавшая им тысячи лет и позволившая занять самые трудные для жизни места на земном шаре, в наши дни обернулась против них. Ведь вместе с водой слоевище растения всей своей поверхностью впитывает растворенные в воде соединения, в том числе и загрязняющие вещества, или, как их называют, поллютанты. Например, сернистый газ, в больших количествах выделяющийся в атмосферу при переработке сернистых руд, сжигании угля и нефти и т. д., при кратковременном воздействии для лишайников (так же как и для сосудистых растений) не вреден, но длительное поглощение этого соединения и накапливание его в слоевище оказывается для них пагубным.

Для того чтобы понять, какие нарушения вызывают загрязняющие вещества в физиологии лишайников, познакомимся с главными аспектами лишайникового метаболизма.

Углеводный обмен

Источником углеводов для лишайников служит процесс фотосинтеза в зеленых и синезеленых фотобионтах. Как и все хлорофиллоносные растения, лишайниковые водоросли на солнечном свету поглощают углекислый газ и синтезируют из него и воды органическое вещество, выделяя при этом в атмосферу кислород. Чаще всего фотосинтез у лишайников изучают манометрическим способом, позволяющим учитывать объем поглощенной растением углекислоты. В последнее время помимо этого классического способа при изучении лишайников используют инфракрасную газометрию, полярографию, применяют микроэлектроды, которые вставляются прямо в слоевище лишайника.

Чтобы составить представление об интенсивности фотосинтеза у лишайников, небезразлично, как вести расчет. Если по примеру физиологов высших растений разделить количество поглощенной углекислоты на площадь слоевища или на массу сухого вещества, интенсивность процесса получится очень низкой. Так, поданным физиологов Е. Шульце и О. Ланге, скорость фотосинтеза у лишайников рода гипогимния при О °С была в пять-шесть раз ниже, чем у травянистых растений. Такое «отставание» может объясняться тем, что лишайниковый таллом в четыре—десять раз беднее хлорофиллом, чем листья высших растений. Кроме того, водорослевые клетки располагаются в слоевище не всегда равномерно. Поэтому правильнее рассчитывать скорость фотосинтеза в лишайниковых водорослях не на площадь таллома, а на количество хлорофилла в нем. Когда Шульце и Ланге сделали такой расчет для лишайника гипогимния вздутая, то получили величину, близкую к скорости фотосинтеза свободноживущей водоросли хлореллы. Значит, лишайниковые водоросли добывают углеводы не хуже своих свободноживущих собратьев.

Интенсивность фотосинтеза в большой мере зависит от экологических условий. Одно из них — влажность. Исследования показали, что оптимальная влажность слоевища лишайника, при которой фотосинтез достигает наивысшей скорости, колеблется у разных видов от 30 до 90% на массу сухого вещества, в зависимости от того, обитает ли растение во влажном или в сухом месте. Если влажность ниже или выше оптимальной, скорость фотосинтеза быстро падает.

Период высыхания, который может переносить фотосинтетический аппарат лишайниковых водорослей, у разных видов неодинаков. Водный лишайник веррукария масляно-черная страдает уже после 24-часового высыхания. В то же время пустынный лишайник рамалина тощеобразная может пробыть в сухом состоянии более 50 недель, а при увлажнении быстро восстановить фотосинтетическую способность. Как правило, непродолжительное высушивание не влияет на газообмен в лишайниках, но чем дольше засушливый период, тем больше времени требуется на восстановление газообмена.

Давно замечено, что разные виды лишайников предпочитают различную освещенность: одни селятся под пологом деревьев, другие — на открытых полянах, одни у основания древесного ствола, другие — на его вершине, одни на южных, другие — на северных склонах скал. Оказалось, что у теневыносливых видов лишайников освещенность, оптимальная для фотосинтеза, намного ниже, чем у светолюбивых. Иными словами, каждый организм приспособился к наиболее продуктивной фотоассимиляции именно в тех условиях, в которых живет.

Установлено, что хлоропласты* лишайниковых водорослей получают в слоевище несколько меньше света, чем хлоропласты высших растений: так, если кожица листа пропускает 90% падающего света, то неокрашенный коровой слой лишайникового таллома — 70%, а окрашенный — лишь 50%. Привыкнув к небольшому затенению в симбиозе, лишайниковые водоросли не переносят яркого света и в изолированном состоянии быстро бледнеют.

Широко известна устойчивость лишайников к низким и высоким температурам. Морозоустойчивость этих организмов сказывается, в частности, в том, что они могут удивительно интенсивно ассимилировать углекислый газ при очень низких температурах. По данным О. Ланге, у альпийского вида летария лисья скорость фотосинтеза была максимальной при температуре 7 °С, очень слабо снижалась при 0 °С, а при —5 °С достигала половины максимума. Полярным лишайникам необходима способность противостоять замораживанию. Такая способность была обнаружена у некоторых арктических видов лишайников, которые восстанавливали

* Хлоропласт—содержащее хлорофилл внутриклеточное образование, в котором происходит фотосинтез.

фотосинтетические свойства даже после замораживания до —196 °С.

Что касается высоких температур, то сухой таллом некоторых видов лишайников может переносить нагревание до 100 °С без разрушения фотосинтетического аппарата. Устойчивость влажного таллома к нагреванию намного меньше. В средних широтах самые благоприятные для лишайников сезоны — осень и весна с их переменной влажностью и невысокими температурами.

На интенсивность фотосинтеза у лишайников в значительной степени влияет загрязнение атмосферы, в частности повышенное содержание в ней двуокиси серы, или сернистого газа. По данным канадского лихенолога Е. Ниебора и его коллег, непродолжительное воздействие малых доз сернистого газа у многих видов лишайников приводит к «всплеску» фотосинтеза, но дальнейшее накопление поллютанта угнетает этот процесс и сводит его к нулю. Продолжительное (многочасовое) воздействие сернистого газа приводит к полному подавлению фотосинтеза: даже через год после окончания опыта процесс этот в лишайнике не восстанавливается. В то же время при непродолжительном (например, 15-минутном) воздействии невысоких доз газа интенсивность фотосинтеза уже через несколько часов возвращается к своему первоначальному уровню. Сильно страдает от сернистого газа главный «инструмент» фотосинтеза — хлорофилл: он обесцвечивается, а частично совсем разрушается.

Разные виды лишайников относятся к двуокиси серы по-разному. Логично считать, что чем больше площадь поглощающей поверхности у лишайникового слоевища, тем больше оно накапливает сернистого газа и тем больше страдает лишайник. Однако из этого правила есть много исключений, и самые чувствительные виды лишайников, так же как и самые устойчивые, выявляются опытным путем.

Сложное воздействие оказывают на фотосинтез лишайников тяжелые металлы. Хотя в основном они оседают на стенках клеток гриба и водоросли и в процессах обмена веществ непосредственно не участвуют, опытным путем показано их отрицательное влияние на некоторые из этих процессов.

Очень важно знать, в течение какого времени металлы накапливаются в лишайнике. Так, содержание цинка в лишайнике ласалия (умбиликария) пупырчатая, произрастающем в естественных условиях, достигало 2560 мкг

на 1 г сухого вещества, и это практически не отразилось на фотосинтезе данного растения. Возраст его слоевища составлял около 70 лет, и накопление металла в нем, очевидно, происходило постепенно. Когда же в лабораторных условиях на лишайник того же вида воздействовали цинком «аккордно», в течение девяти дней, то уже после накопления в нем 482 мкг этого металла на 1 г сухого вещества фотосинтез прекратился.

Оседая на стенках живых клеток лишайников, катионы металлов изменяют их проницаемость (аналогичный процесс происходит при проникновении в клетку сернистого газа), и из протоплазмы начинает выводиться калий. Экспериментально установлено, что разные металлы поразному стимулируют выведение калия в среду. Ртуть, медь и серебро, находясь в лишайниках даже в небольших концентрациях, делают клеточные мембраны лишайника более проницаемыми и, следовательно, сильнее других металлов «выталкивают» калий. По-видимому, снижение интенсивности фотосинтеза, наблюдаемое у некоторых лишайников при воздействии тяжелых металлов, вызвано именно изменением свойств клеточных мембран.

Если фотосинтез — исключительное свойство зеленых растений, то дыхание — признак всего живого, от простых одноклеточных организмов до сложнейших растений и животных. В процессе дыхания используется кислород, окисляющий углеводы и другие соединения, и выделяется углекислый газ.

Поскольку внешний эффект дыхания, так же как и фотосинтеза, состоит в выделении газа, его скорость чаще всего измеряют манометрическим способом либо с помощью инфракрасного газоанализатора. Интенсивность дыхания, по данным разных авторов, при оптимальных условиях колеблется у лишайников в широком диапазоне: 0,2—2,0 мг углекислого газа на 1 г сухого вещества за 1 ч, что сравнимо с нижними пределами интенсивности дыхания высших растений.

Больше всего дыхание зависит от влажности лишайникового слоевища. Оно усиливается прямо пропорционально увеличению влажности воздуха и быстро ослабевает при подсушивании, но полностью не прекращается. Например, в сухом воздухе лобария легочница и умбиликария пупырчатая продолжали дышать гораздо интенсивнее, чем семена высших растений при тех же условиях.

Подобно фотосинтезу, дыхание у лишайников может происходить при очень низких температурах. Еще в конце

прошлого века французский ученый А. Жумелль наблюдал дыхание у лишайника анаптихия реснитчатая при —10 °С. Сейчас результаты этих наблюдений подтверждены наблюдениями над несколькими арктическими видами лишайников. С повышением температуры дыхание усиливается. Оптимальные температуры, при которых дыхание происходит наиболее интенсивно, у разных видов лишайников различны, но колеблются в пределах 20—30 °С. Длительное воздействие высокой температуры (30—50 °С) подавляет дыхание этих растений.

По-видимому, на начальных стадиях дыхания в лишайниках окисляются сахара. Это предположение основано на том, что количество углеводов, поступающих из водоросли в гриб, в 10—20 раз превосходит потребности лишайников: ведь прирост большинства из них составляет от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в год! Очевидно, в грибной части слоевища создаются запасы Сахаров, так сказать энергетические ресурсы, необходимые для перехода клеточных мембран в активное состояние. Особенно велики затраты углеводов на дыхание при внезапном и быстром увлажнении сухого лишайника, например при сильном дожде. Изучавший это явление английский исследователь Дж. Фаррар наблюдал сильную «вспышку» дыхания, которую назвал дыханием реувлажнения. Именно в момент такой вспышки, когда лишайниковые мембраны еще не обладают свойством полупроницаемости, может происходить утечка части органических веществ из слоевища. Вот тут-то запасные углеводы и оказываются незаменимыми: они расходуются при усиленном дыхании, а иногда вытекают в почву и тем самым предохраняют от распада и вымывания нерастворимые вещества, участвующие в построении тела лишайника.

Установлено, что сернистый газ влияет на дыхание лишайников гораздо слабее, чем на их фотосинтез. В сущности, в этом нет ничего удивительного: ведь фотосинтез и дыхание — два диаметрально противоположных процесса; первый направлен на синтез углеводов, второй — на их разрушение. В одном из экспериментов 22 вида лишайников подвергали 14-часовому воздействию двуокиси серы, после чего измеряли скорость их дыхания и сравнивали ее со скоростью дыхания контрольных растений. Оказалось, что у пяти наиболее чувствительных видов лишайников скорость дыхания снизилась на 60—80% по сравнению с контрольными растениями, у других пяти —

на 85—90%, у семи видов дыхание практически не изменилось, а у последних пяти — даже возросло. Возможно, это связано с тем, что сернистый газ включается в процесс дыхания, подвергаясь окислению. Кроме того, окислительные реакции могут ускоряться из-за разрушения клеток в теле лишайника, страдающего от фумигации. У тех же видов лишайников, у которых дыхание все-таки снизилось, это было, по-видимому, связано с сокращением количества углеводов из-за сильного «торможения» фотосинтеза.

Азотный обмен

Поскольку лишайниковый таллом на 90—97% состоит из грибного компонента, а грибы, как известно, богаты белками, естественно было бы ожидать, что лишайники содержат много азотистых соединений. Однако анализ показывает, что тело этих растений построено в основном из углеводов, а содержание азота в них, как правило, не превышает 0,5% на массу сухого вещества. Исключение составляют виды лишайников, содержащих синезеленые водоросли, потому что последние способны поглощать азот из атмосферы. В таких растениях накапливается 3—4% азота на массу сухого вещества.

Впервые азотфиксация у лишайников была обнаружена в 1955 году. Активность этого процесса изучают двумя способами: непосредственно — с применением метода изотопной метки (^{15}N) или косвенно—по восстановлению ацетилена.

Скорость азотфиксации у лишайников, так же как фотосинтез и дыхание, сильно зависит от влияния внешних условий. Лишайник начинает поглощать азот только тогда, когда влажность слоевища достигает почти 100% массы сухого вещества. Самая интенсивная азотфиксация у лишайников происходит при достижении 500—600%-ной влажности слоевища.

Подобно фотосинтезу и дыханию, азотфиксация может идти при низких положительных температурах (1 —10 °С), но активнее всего происходит в диапазоне 20—30 °С. При температуре выше 40 °С азотфиксация, как правило, прекращается.

Для поглощения растением азота требуется световая энергия, но в природе оно часто продолжается и при наступлении темноты: лишайник экономно расходует энергию, накопленную в светлые часы. В полярной тундре

в период белых ночей азотфиксация, по существу, не прекращается круглые сутки.

При выходе из неблагоприятных, стрессовых условий лишайники восстанавливают наряду с другими физиологическими функциями и способность поглощать атмосферный азот. Чем дольше продолжается воздействие неблагоприятных факторов (высушивания, темноты, высоких и низких температур), тем больше времени требуется на восстановление азотфиксации.

Поглощение молекулярного азота из атмосферы и превращение его в аммоний в клетках синезеленых фотобионтов осуществляет сложный ферментный комплекс под названием «нитрогеназа». Установлено, что нитрогеназа находится только в бесхлорофильных клетках синезеленых водорослей, в так называемых гетероцистах. По данным английского ученого Дж. Милбанка и его коллег, процент гетероцист в общей массе фотобионта у разных лишайников неодинаков. Так, если синезеленые водоросли располагаются в слоевище, как у пельтигеры собачьей, в них содержится не более 4% гетероцист, если же лишайник трехкомпонентный, как пельтигера пупырчатая, и зеленые водоросли находятся в слоевище, а синезеленые концентрируются в цефалодиях, то процентное содержание гетероцист возрастает в десять раз. В последнем случае зеленые водоросли почти полностью берут на себя фотосинтетическую функцию, а синезеленые «сосредоточивают» усилия на азотфиксации.

На фиксацию азота, как и на другие физиологические процессы у лишайников, сильно влияет загрязнение окружающей среды. Финские ученые провели эксперимент, переместив несколько лишайников с биологической станции, находящейся в Кево, в город Турку. При перемещении лишайников стереокаулон голый и нефрома арктическая их нитрогеназная активность понизилась на 80—90%. Нитрогеназа у пельтигеры пупырчатой подавлялась сернистым газом слабее, чем у пельтигеры собачьей. Наверное, это связано с тем, что, как уже упоминалось, у первого, трехкомпонентного лишайника фермент «работает» интенсивнее, чем у второго. Азотфиксация у пельтигеры пупырчатой и пельтигеры многопалой при опрыскивании их водой с растворенным в ней сернистым газом снижалась на 50—80%. Чем «кислее» был дождь, тем больший вред он наносил азотфиксации. Снижение азотфиксации отмечалось также у коллемы цепкой и одного из

видов лецидеи при их обработке фтором, свинцом и бисульфитом натрия.

Если атмосферный азот доступен только лишайникам с синезеленым фотобионтом, то минеральный азот, растворенный в почве в виде аммонийных и нитратных солей, по-видимому, должен использоваться гораздо шире. Способность лишайников поглощать аммонийные и нитратные соли впервые была обнаружена английским физиологом Д. Смитом. Недавно у ряда лишайников нашли фермент, катализирующий восстановление нитратов. Он широко распространен в растительном мире и называется нитратредуктазой. У большинства исследованных видов лишайников этот фермент появлялся только после того, как слоевище растения помещали в раствор нитрата. Активность фермента зависела от степени доступности нитрата для слоевища. Так, лишайник стереокаулон везувианский, образующий плотные, плохо смачиваемые подушки, показал наименьшую активность нитратредуктазы, а нефрома арктическая и лобария легочница с широколопастными слоевищами, распластанными у первого вида по земле, а у второго — по стволу дерева, продемонстрировали наивысшую активность.

В результате фиксации атмосферного азота, восстановления нитратов и поглощения аммонийных солей из окружающих растворов в слоевище лишайника появляются ионы аммония. При воздействии ряда ферментов они превращаются в аминокислоты и амиды, которых в лишайниках обнаружено более двадцати. Чаще всего и в наибольших количествах в лишайниках присутствует глютаминовая кислота, видимо, занимающая ключевую позицию в азотном обмене этих растений.

Одновременно с синтезом азотистых соединений в слоевище лишайника постоянно происходит их разрушение. Об этом говорят такие факты. У нескольких лишайников найдены протеазы — ферменты, разлагающие белки на пептиды и аминокислоты. Распад аминокислот подробно изучается на лишайнике эверния сливовая испанскими лихенологами во главе с К. Висенте. Учеными обнаружена цепь химических реакций, в результате которых аминокислота аргинин постепенно разрушается и образуются конечные продукты — углекислый газ и аммоний. Однако из лишайника они не выводятся, а видимо, используются им повторно: углекислый газ при фотосинтезе, а аммоний при образовании аминокислот.

Часть азотистых продуктов распада вымывается в

почву. Это доказано экспериментально, например недавно проведенными исследованиями Дж. Милбанка, который вводил метку азота ^{15}N в азотфиксирующие лишайники и постоянно опрыскивал их слоевища водой. Вскоре после введения метки ее обнаруживали в вымытых из лишайников азотистых соединениях. Очевидно, вновь поглощаемый азот создает в этих растениях запас растворимых соединений, которые во время внезапных летних ливней вытекают из слоевища и тем самым предохраняют структурные белки лишайников от вымывания.

Минеральное питание

Давно известна способность лишайников поглощать и накапливать минеральные соли (о впитывании этими растениями нитратов и аммонийных солей мы уже упоминали). Состав минеральных элементов в лишайниковом слоевище определяют классическим методом сжигания. После того как органические вещества сгорают, остается зола, которая подвергается химическому анализу. Количество золы у лишайников намного меньше, чем у других растений, иногда даже менее 1% на массу сухого вещества, однако в золе содержатся многие химические элементы. Еще в 1914 году немецкий ученый Х. Саломон нашел в золе лишайника цетрария исландская как катионы калия, натрия, кальция, магния и железа, так и анионы фосфорной, серной, кремниевой и соляной кислот.

Современные спектральные методы позволяют определить состав элементов в лишайниках, даже не нарушая их слоевища.

Уровень накопления серы в лишайниковом талломе зависит от количества сернистого газа в окружающей среде. Например, лишайник гипогимния вздутая в районах с чистой атмосферой (фоновых, как принято их называть) имел в слоевище в пять раз меньше серы, чем вблизи от промышленного комплекса. Более чем в десять раз возрастало содержание серы в загрязненных районах у лишайников ксантория настенная и пармелия скальная.

Концентрация серы в лишайниковом талломе может быть связана и с другими факторами: содержанием этого вещества в почве и древесине деревьев, возрастом самого слоевища, видовыми особенностями растения и длительностью его пребывания в загрязненной зоне.

Лишайники «исправно» накапливают и микроэлементы. По имеющимся данным, марганца в лишайниках содержится меньше, чем в сосудистых растениях; кобальт, никель, молибден и золото присутствуют в одинаковых количествах, а содержание цинка, кадмия, олова и свинца в лишайниках намного выше.

О способности лишайников накапливать металлы говорят следующие примеры. Растения, росшие на горной породе диорит, накапливали в 90 раз больше меди, чем ее содержалось в самой породе. Такой же факт был отмечен у напочвенных лишайников из зоны угольных разработок: они накапливали калий, кальций, магний, железо, медь, цинк, алюминий и молибден в количествах, намного превышавших концентрацию этих элементов в почве. Так же практически безудержно лишайники поглощают металлы из воздуха, который в наше время все больше загрязняется вблизи автострад и промышленных объектов. При повышении концентрации металлов в воздухе резко возрастает их содержание в слоевищах лишайников, причем в накоплении металлов лишайники далеко опережают сосудистые растения. Например, около индустриального комплекса в лишайнике рода пармелия было найдено 1600 мкг свинца на 1 г сухого вещества, а в травянистом растении — всего 148 мкг.

Содержание одного и того же элемента в лишайниках может резко различаться и зависит от условий загрязнения атмосферы. Так, в гипогимнии вздутой, произрастающей вблизи от промышленного центра на западе Финляндии, было найдено 21 400 мкг железа на 1 г сухого вещества, при удалении от этого центра уровень концентрации данного элемента понизился до 1075 мкг, а вдали от источника загрязнения, на севере страны, в том же лишайнике обнаружили всего 823 мкг железа на 1 г сухого вещества.

Ученые предполагают, что ионы металлов переносятся из протоплазмы к наружным стенкам клеток лишайниковых симбионтов и оседают в виде нерастворимых солей на поверхности таллома. В этом случае они не могут нанести вред живой протоплазме растения. Высказываются и другие догадки, но экспериментальных доказательств, которые бы объяснили устойчивость лишайников к металлам, пока нет.

Не следует, однако, думать, что лишайники всегда без разбора «нахватывают» в слоевище все, что попало. Существует какой-то избирательный, правда пока неизвест-

ный механизм, который регулирует поглощение минеральных элементов. На это указывают, например, такие данные. В лишайниках рода кладина содержится одинаковое количество железа независимо от того, на каких почвах они обитают: богатых или бедных этим элементом; лишайники, растущие на известняках, поглощают обычно мало кальция, хотя в почве он имеется в избытке. На накопление элементов в слоевище лишайника, по-видимому, влияют морфологические и физиологические особенности каждого вида этих растений.

Итак, минеральные вещества в виде водных растворов поступают в слоевище лишайника из почвы или горных пород; большое количество химических элементов лишайники получают также из атмосферы, с осадками и пылью. В лесу, где осадки проходят сквозь кроны деревьев и стекают со стволов, они гораздо богаче минеральными и органическими соединениями, чем на открытых местах. Поэтому лесные лишайники получают из атмосферы гораздо больше питания, чем виды, которые обитают в открытых местах. Особенно много минеральных и органических веществ попадает в тело эпифитов, т. е. лишайников, растущих на стволах деревьев. А вот могут ли эпифитные лишайники поглощать вещества из древесной коры? Имеющиеся в настоящее время данные говорят о том, что прямой зависимости химического состава слоевищ лишайников-эпифитов от состава коры нет. В то же время зависимость эпифитной лишайниковой флоры от кислотности коры позволяет допустить, что не исключены какие-то сложные взаимоотношения между лишайниками и их субстратом.

Существуют два различных механизма взаимодействия катионов металлов и лишайников: активное поглощение катионов лишайниками и пассивное связывание их стенками клеток растений. Уже упомянутые нами ученые Д. .Смит и Дж. Фаррар пришли к выводу, что лишайники активно и с большой скоростью поглощают как органические, так и минеральные соли. Такое эффективное поглощение имеет большой биологический смысл для этих организмов, живущих при постоянном дефиците питания. С другой стороны, было показано, что поглощение лишайниками тяжелых металлов — пассивный физико-химический процесс, в котором лишайник выступает в роли катиона-обменника.

Расположение минеральных элементов внутри слоевища изучено недостаточно. Одни исследователи обнаруживают движение элементов в теле кустистых лишайников от верхушек к отмирающим нижним частям, другие — от оснований к верхушкам; одни считают, что элементы равномерно распределяются по слоевищу, другие — что они концентрируются в определенных его участках.

Недавнее открытие англичанина О. Первиса и его коллег расширило наши представления о роли металлов в лишайниковом слоевище. Известно, что на богатых медью субстратах лишайники часто имеют ярко-зеленую окраску. Применение сканирующей электронной микроскопии и других методов позволило английским ученым доказать, что в верхней коре акароспоры изумрудной и лецидеи млечной, растущих на медьсодержащих скалах, образуется комплексное соединение меди со специфической — норстиктовой — лишайниковой кислотой. Очень возможно, что такие комплексы с металлами образуют и другие лишайниковые кислоты.

В целом же сложные механизмы минерального питания лишайников ждут своего дальнейшего исследования.

Таким образом, даже краткое знакомство с физиологией лишайников до некоторой степени объясняет способность этих организмов занимать самые неудобные места обитания и выживать в суровых природных условиях. Как мы видели, в стрессовых обстоятельствах они быстро теряют влагу и прекращают главные процессы жизнедеятельности, а при наступлении благоприятных условий вновь накапливают влагу и начинают функционировать. Лишайники с готовностью используют самые разнообразные питательные вещества: как добытые фотобионтом в процессах фотосинтеза и азотфиксации, так и растворенные в окружающей почвенной и дождевой влаге. Однако расходуются эти ресурсы очень экономно. Синтез белков и их распад протекает в слоевище крайне медленно, а неизбежные потери энергии при внезапном увлажнении компенсируются запасами растворимых углеводов.

Вместе с тем способность лишайников практически неограниченно поглощать газообразные и твердые вещества, а затем медленно их перерабатывать приводит к накоплению в их теле высоких концентраций атмосферных поллютантов.

Мы рассмотрен! влияние загрязнения на главные физиологические функции лишайникового слоевища как целого. В следующей главе попытаемся уяснить сущность лишайникового симбиоза.

ГЛАВА II. ДРУЖБА ИЛИ ВРАЖДА?

Разложение на составляющие

Попытки разделить лишайник на гриб и водоросль делались давно, но чаще всего заканчивались неудачей: даже если соблюдались условия стерильности, не всегда была уверенность, что полученная культура — именно лишайниковый симбионт, а не внутренний паразит лишайника. Кроме того, опыты, как правило, не удавалось повторить, а ведь воспроизводимость — одно из главных требований, предъявляемых к эксперименту.

Но вот в середине нашего века была разработана стандартная методика и изолировано несколько десятков лишайниковых грибов (микобионтов) и лишайниковых водорослей (фотобионтов). Главная заслуга в этой работе принадлежит американскому ученому В. Ахмаджяну.

Микобионт лишайника чаще всего получают так. Со слоевища срезают плодовые тела — апотеции, внутри которых располагаются споры, и прикрепляют их с помощью вазелина к верхней крышке чашки Петри. Когда апотеции подсыхают, споры из них высыпаются на дно чашки, где разлит тонкий слой желатиноподобного вещества агара (обычно это происходит не позднее чем через сутки). Тогда во избежание загрязнения крышку с апотециями заменяют чистой. Споры на агаре начинают прорастать не сразу: у одних лишайников через сутки, у других — только через пять недель. Для прорастания спор некоторых видов лишайников в таких условиях требуется добавка витамина Bi и других веществ. Проросшие споры переносят в пробирки с питательной средой. За несколько недель (а иногда и месяцев) микобионты делаются видимыми простым глазом. Они имеют форму компактных плотных комочков и разнообразны по цвету и размеру. Под микроскопом видно, что они

состоят из мицелия (сплетения грибных гиф) и не имеют клеточной дифференциации, которая свойственна лишайниковому слоевищу. В. Ахмаджян предположил, что большая плотность этих колоний связана с самопаразитизмом микобионта: он обнаружил проникновение одних гиф внутрь других и объяснил это явление «привычкой» гриба в симбиотическом состоянии иногда проникать внутрь клетки водоросли.

Выделение изолированного фотобионта — также трудоемкий и длительный процесс, требующий большой аккуратности и сноровки. Из растертого в кашицу лишайникового таллома микропипеткой извлекают одну водорослевую клетку с прилипшим к ней кусочком гифы, чтобы была уверенность, что это именно, лишайниковая, а не посторонняя водоросль. Клетку несколько раз промывают, перенося из одной капли стерильной воды в другую, а затем помещают в органическую питательную среду. Через две—шесть недель колония водорослей становится видимой.

Итак, в лабораториях, в стерильных пробирках и колбах с питательной средой поселились изолированные симбионты лишайников. Ученые обмениваются полученными культурами. Приезжайте в Ботанический институт имени В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде — и вы сможете лично познакомиться с несколькими лишайниковыми симбионтами.

Имея в своем распоряжении чистые культуры лишайниковых партнеров, ученые решились на самый дерзкий шаг — синтез лишайника в лабораторных условиях.

Искусственный синтез лишайника

Первая удача на этом поприще принадлежит Е. Томасу, который в 1939 году в Швейцарии получил из мико- и фотобионтов лишайник кладония крыночковидная с хорошо различимыми плодовыми телами. В отличие от предыдущих исследователей, Томас проводил синтез в стерильных условиях, что внушает доверие к полученному им результату. К сожалению, его попытки повторить синтез в 800 других опытах не удались.

Любимый объект исследования В.' Ахмаджяна, принесший ему всемирную славу в области лишайникового синтеза,— кладония гребешковая. Этот лишайник широко распространен в Северной Америке и получил простонародное название «британские солдаты»: его ярко-крас-

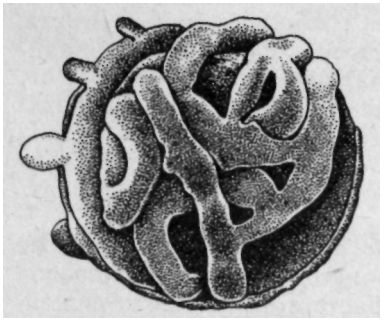


Рис. 3. Первичная стадия оплетания водорослевой клетки грибными гифами.

ные плодовые тела и впрямь напоминают алые мундиры английских солдат времен войны североамериканских колоний за независимость.

Небольшие комочки изолированного микобионта кладонии гребешковой смешивали с фотобионтом, выделенным из того же лишайника. Смесь помещали на узкие слюдяные пластинки, пропитанные минеральным питательным раствором и закрепленные в закрытых колбах. Внутри колб поддерживали строго контролируемые условия влажности, температуры и освещенности. Важным условием эксперимента было минимальное количество питательных веществ в среде.

Как же вели себя лишайниковые партнеры в непосредственной близости друг к другу? Клетки водоросли вырабатывали особое вещество, которое «приклеивало» к ним гифы гриба, и гифы сразу начинали активно оплетать зеленые клетки. Группы водорослевых клеток скреплялись ветвящимися гифами в первичные чешуйки. Следующим этапом было дальнейшее развитие утолщенных гиф поверх чешуек и выделение ими внеклеточного материала, а в результате — образование верхнего корового слоя. Еще позже дифференцировались водорослевый слой и сердцевина, совсем как в слоевище природного лишайника. Эти опыты были многократно повторены в лаборатории Ахмаджяна и всякий раз приводили к появлению первичного лишайникового слоевища.

Казалось бы, разгадана одна из главных загадок лишайника: как он образуется из своих составных частей. Но из дальнейших опытов выяснилось, что все не так-то просто.

Гриб, выделенный из кладонии гребешковой, помещали рядом с водорослями других лишайников. Среди них были зеленые и синезеленые фотобионты, изолированные из 13 видов лишайников, а также свободноживущие водоросли, не встречающиеся в лишайниковом симбиозе. Оказалось, что грибные гифы делают «первые шаги знакомства» одинаково, т. е. оплетают все водоросли и даже...

простые стеклянные шарики диаметром 10—15 мкм! Но следующие этапы «лихенизации» водорослей происходили уже по-разному, в зависимости от водорослевого партнера.

Семнадцать водорослей, среди которых были и симбиотические и свободноживущие, оказались несовместимыми с микобионтом кладонии гребешковой. Гриб паразитировал на них, т. е. питался их телом, и клетки быстро разрушались. Синтез не получался. С водорослью же требуксия итальянская, изолированной из лишайника ксантория настенная, и со свободноживущей водорослью фридманния израильская микобионт образовал первичные чешуйки, т. е. остановился на первом этапе развития слоевища. И, наконец, с четырьмя фотобионтами, выделенными из разных лишайников и принадлежащими к роду требуксия, гриб кладонии гребешковой образовал точно такое же слоевище, как со своим «родным» фотобионтом требуксия замечательная, с которым всегда сожительствует в природном лишайнике.

Позже в той же лаборатории провели синтез другого лишайника, уснеи щетинистой, и отмечали такие же тенденции. Гифы микобионта с одинаковым успехом начинали оплетать не только клетки своей (симбиотической) водоросли, но и требуксии замечательной, характерной, как мы уже знаем, для других видов лишайников. Но если своя, родная водоросль выглядела между грибными нитями здоровой и зеленой и само слоевище уже через пять месяцев напоминало уснею, то чужеродные водоросли в окружении микобионта были бледными, желто-зелеными, да и слоевище не имело характерного для этого лишайника нитчатого строения.

Какой вывод можно сделать из этих тонких экспериментов? По-видимому, лишайниковый гриб на первых этапах лихенизации не очень разборчив в отношении водорослевого партнера. Судьба будущего симбиоза полностью зависит от водоросли: если она сможет противостоять агрессии гиф — возникнет лишайниковое слоевище, если же гриб будет паразитировать, то клетки водоросли разрушатся и симбиоз не состоится. Ясно, что решающее значение имеют генетические особенности партнеров. Недаром самый удачный синтез получился между микобионтом кладонии гребешковой и водорослями рода требуксия, именно того рода, к которому принадлежит фотобионт данного лишайника.

Опыты по синтезу лишайников проводятся и в Тель-авивском университете под руководством профессора

М. Галун. Эта исследовательница синтезировала ксанторию настенную, поместив рядом на агаре мико- и фотобионты этого растения. Восемь—двенадцать месяцев симбионты жили бок о бок. За это время развились бледные желто-оранжевые лопасти лишайника диаметром 2—5 мм. Сформировались и апотеции со спорами. Правда, по своему анатомическому строению лопасти искусственного лишайника не были идентичны лопастям природного.

Опыты по искусственному синтезу лишайников дали В. Ахмаджяну основание назвать взаимоотношения симбионтов контролируемым паразитизмом. Действительно, гриб получал органические вещества от фотосинтезирующей зеленой водоросли, так как в условиях стерильного опыта другого их источника у него не было. Однако это «нахлебничество» должно быть ограниченным: стоит грибу «усилить свой аппетит», начать питаться телом самой водоросли — и водоросль разрушится, а вместе с ней погибнет и весь симбиотический организм.

Как гриб и водоросль находят друг друга?

В 40-е годы нашего века немецкий ученый Ф. Тоблер заметил, что для прорастания спор ксантории настенной требуются добавки стимулирующих веществ: экстрактов из древесной коры, водорослей, плодов сливы, некоторых витаминов или других соединений. Предполагалось, что в природе прорастание гриба стимулируется веществами, поступающими из водоросли.

После того как во многих лишайниках были найдены лектины, вещества, способные склеивать белки, некоторые исследователи решили, что именно лектины грибных гиф способны склеивать клетки фотобионта. Однако действие лишайниковых лектинов оказалось настолько неспецифичным, что они навряд ли играют какую-то роль в «узнавании» водоросли. Правда, М. Галун и ее коллеги обнаружили в стенках грибных гиф ксантории настенной белок, способный связывать клетки живущего в лабораторных условиях фотобионта того же лишайника или его близких «родственников». Это позволило ученым представить себе картину появления новых слоевищ ксантории настенной в природных условиях. Многочисленные споры, высыпавшиеся из апотециев, попадая на благоприятный

субстрат, начинают прорастать. Если на пути проростков" встречается подходящая водоросль, белок «приклеивает» ее к гифам и начинается оплетание водоросли, т. е. первый этап синтеза лишайника, как было описано ранее. Если же встретившаяся водоросль не подходит грибному партнеру, он попросту «не обращает на нее внимания». Что же касается водорослей, то в последние годы было показано, что лишайниковый фотобионт требуксия способен образовывать такие зооспоры, которые покидают слоевище, живут свободно и, значит, готовы к ветре че с грибным партнером и заключению с ним но вого союза.

Свободно живут в природе и другие водоросли, выступающие в качестве лишайниковых симбионтов. Так, в Японии на коре деревьев и на камнях широко распространена водоросль трентеполия, оказавшаяся единственным фотобионтом у лишайников целого семейства графидовых.

Гипотеза о новообразовании лишайниковых слоевищ в природе нашла неожиданное подтверждение, когда в 1984—1985 годах немецкие лихенологи А. Хенсен и Х. Хертель встретили на субантарктических островах Принс-Эдуард неизвестное ранее растение, не сразу даже признанное лишайником. На корочках синезеленых водорослей находились округлые бугорки. Внимательное изучение их под микроскопом показало, что они наполнены сумками со спорами, или конидиями. А. Хенсен считает, что это особый вид лишайника, лишенный слоевища и имеющий только плодовые тела. По ее мнению, образование лишайника всякий раз происходит заново, путем оплетания клеток водоросли глеокапсы грибными нитями. Лишайник назвали эдвардиеллой удивительной. Этот лишайник является примером естественного процесса лихенизации на стадии его становления.

Примечательно, что для возникновения симбиотических отношений оба партнера должны получать умеренное и даже скудное питание, ограниченные влажность и освещение. Оптимальные условия существования гриба и водоросли отнюдь не стимулируют их воссоединение. Более того, известны случаи, когда обильное питание (например, при искусственном удобрении) приводило к быстрому росту водорослей в слоевище, нарушению связи между симбионтами и гибели лишайника.

Если рассматривать срезы лишайникового слоевища под микроскопом, видно, что чаще всего водоросль просто соседствует с грибными гифами. Иногда гифы тесно прижимаются к водорослевым клеткам. Наконец, грибные гифы или их ответвления могут более или менее глубоко проникать внутрь водоросли. Эти выросты называются гаусториями.

С помощью электронного микроскопа удалось установить, что степень проникновения грибных гаусториев в тело фотобионта зависит от сложности строения лишайника. У примитивных гомеомерных видов лишайников гаустории могут входить в любые клетки фотобионта: в молодые, зрелые и отмирающие. У лишайников с более расчлененным талломом гаустории наблюдали только внутри клеток'с разрушающимся хлорофиллом, в то время как молодые и здоровые клетки их не имели. Наконец, у самых развитых лишайников гаустории были найдены только в отмирающих клетках водорослей.

Фотографии, полученные с помощью электронного микроскопа, и микрохимические реакции показали, что характер контактов между грибом и водорослью определяется также строением стенок их клеток. Так, у мелких фотобионтов из рода коккомикса был обнаружен химически стойкий внешний слой клеточной оболочки, который, видимо, мешает проникновению гаусториев внутрь водоросли. У водорослей рода требуксия клеточная оболочка значительно тоньше и поэтому легко пронзается гаусториями. Более того, было установлено, что у некоторых лишайников растущие гифы гриба входят в контакт с молодыми водорослями рода требуксия на самых ранних стадиях развития, когда вновь образовавшиеся дочерние клеточки еще заключены в оболочку материнской водоросли.

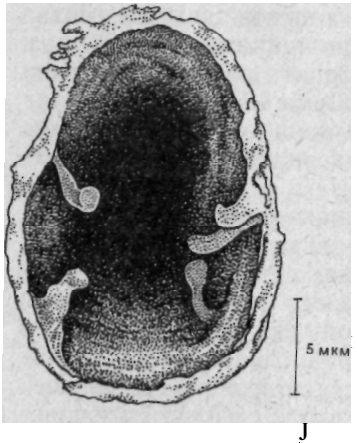


Рис. 4. Гаустории внутри водорослевои клетки.

Рисунок 4 схематически воспроизводит фотографию, мастерски выполненную швейцарской исследовательницей

Р. Хонеггер на сканирующем электронном микроскопе. На нем видны гаустории, проникшие внутрь клетки водоросли рода требуксия у лишайника леканора конизоидная.

Совместное существование накладывает отпечаток и на строение обоих лишайниковых симбионтов. Так, если свободноживущие синезеленые водоросли родов носток, сцитонема и других образуют длинные, иногда ветвящиеся нити, то у тех же водорослей в симбиозе нити либо скручены в плотные клубочки, либо сокращены до единичных клеток. Кроме того, у свободноживущих и лихенизированных синезеленых водорослей отмечают различия в размерах и расположении клеточных структур.

Зеленые водоросли также изменяются в симбиотическом состоянии. Это, в первую очередь, касается их размножения. Многие из зеленых водорослей, живя «на свободе», размножаются подвижными тонкостенными клеточками — зооспорами. В слоевище зооспоры, как правило, не образуются. Вместо них появляются апланоспоры — мелкие клетки с толстыми стенками, хорошо приспособленные к засушливым условиям. Из клеточных структур зеленых фотобионтов наибольшим изменениям подвергается оболочка. Она тоньше, чем у тех же водорослей «на воле», и имеет ряд биохимических различий. Так, например, очень часто внутри симбиотических клеток наблюдают жироподобные зернышки, которые после выделения водоросли из слоевища исчезают. Говоря о причинах этих различий, пока можно лишь предположить, что они связаны с каким-то химическим воздействием грибного соседа водоросли.

Сам микобионт также испытывает влияние водорослевого партнера. Плотные комочки изолированных микобионтов, состоящие из тесно переплетенных гиф, внешне совсем не похожи на лихенизированные грибы: Микроскопическое строение гиф тоже различно. Клеточные стенки гиф в симбиотическом состоянии гораздо тоньше. Кроме того, лихенизированные грибы имеют в протоплазме особые концентрические тельца. Они состоят из полупрозрачного ядра, окруженного плотным веществом, и часто имеют снаружи своеобразный ореол. Их происхождение и функции пока являются загадкой. У изолированных микобионтов концентрические тельца отсутствуют.

Итак, жизнь в симбиозе заставляет водоросль и гриб менять свой внешний облик и внутреннее строение. Недаром В. Ахмаджян определил лишайники как «ассоциацию гриба и водоросли, которая образует таллом, не

похожий на симбионты в свободно живущем (нелихенизированном) состоянии».

Что же получают симбионты друг от друга, какую пользу извлекают из совместного существования?

Выгодно ли жить в симбиозе?

Даже школьникам известно, что водоросль снабжает гриб, своего соседа по лишайниковому симбиозу, углеводами, добытыми в процессе фотосинтеза. В последние годы физиологам удалось «проникнуть» внутрь слоевища и понять, как продукты фотосинтеза попадают от водоросли к грибу. Решению многих загадок углеводного питания лишайников мы обязаны в первую очередь изящным экспериментам английского ученого Д. Смита и его коллег: Е. Дрю, Д. Ричардсона, Т. Грина и др.

Подобно тому как любимым лишайником В. Ахмаджяна в его работах по синтезу была кладония гребешковая, «избранницей» Смита стала пельтигера многопалая.

Если говорить о методах исследований школы Д. Смита, то наиболее эффективным оказалось применение радиоактивного углерода. После того как в лишайник вводили так называемый тяжелый углерод (с относительной атомной массой 14, а не 12, как у обычного углерода), в органических соединениях, извлеченных из слоевища, можно было обнаружить метку.

Часть опытов проводили, используя метод рассечения слоевища на водорослевый слой и сердцевину, состоящую только из грибных нитей. Было обнаружено, что меченые продукты фотосинтеза двигались из водорослевого слоя к грибному. Однако рассечению на слои поддаются талломы немногих лишайников, да и проследить переход углеводов из клетки водоросли к прилегающим грибным гифам с помощью этого метода невозможно.

Какой именно углевод поступает из водоросли в гриб? Ответ на этот вопрос удалось получить после проведения весьма оригинального опыта. Небольшие кусочки пельтигеры многопалой поместили в раствор, содержавший радиоактивный бикарбонат натрия .NaH(^{14}COз) и нерадиоактивную глюкозу. Синезеленая водоросль носток использовала NaH($^{14}C0_3$) в фотосинтезе и образовала ^{14}С-глюкозу. Но с меченой глюкозой конкурировала ^{12}С-глюкоза из раствора, находящаяся там в избытке.

Она быстро проникла в гриб, и это привело к тому, что меченая глюкоза, синтезированная водорослью, выделилась в среду. В подобном опыте с лишайником ксантория золотистая нерадиоактивный углевод рибит тормозил доставку к грибу радиоактивного рибита, синтезированного зеленой водорослью требуксия, и меченый углевод был обнаружен в растворе.

Эти опыты, проведенные многократно на многих видах лишайников в лабораториях Д. Смита и Г. Фейге, позволили установить, что лишайниковые водоросли транспортируют разные продукты фотосинтеза, в зависимости от своей природы. Синезеленые водоросли поставляют своему грибному партнеру глюкозу. Зеленые фотобионты из родов требуксия, мирмеция и коккомикса выделяют углевод рибит, водоросли рода трентеполия — эритрит, плеурококк — сорбит.

Для изучения фотосинтеза у симбиотических водорослей был разработан метод их выделения из лишайников. Свежесобранные талломы тщательно измельчают и превращают в однородную кашицу, которую центрифугируют с разной скоростью, добавляя специальные растворы различной плотности. Хотя процесс этот очень трудоемкий и требует определенного навыка, он дает возможность получить лишайниковые водоросли в достаточно чистом виде, почти без грибных гиф. Если сразу после выделения водорослей из лишайника ввести в них метку ^{14}С, можно наблюдать за тем, как у них идет фотосинтез, и считать, что практически так же этот процесс происходит и в условиях симбиоза. Важно только не упустить время: мы уже упоминали, что через несколько часов пребывания в воде или питательном растворе водоросль теряет **свои** симбиотические свойства, что выражается как в изменении строения водорослевой клетки, так и в изменении ее физиологии. Ослабляется фотосинтез, меньше синтезируется простых Сахаров, больше — сложных нерастворимых соединении. А самое главное — водоросли начинают выделять меньше углеводов в среду и накапливают их в своем теле.

Итак, водоросль, синтезировав тот или иной углевод, быстро и почти целиком отдает его своему грибному «сожителю». Как же складывается судьба углеводов после попадания в грибные гифы? Главное соединение, в которое превращает углеводы лишайниковый гриб — многоатомный спирт маннит. Иногда встречаются два других спирта — арабит и волемит. Если лишайник долгое время

находится в условиях, благоприятных для фотосинтеза, маннит накапливается в больших количествах и часть его превращается в соединения, идущие на построение тела лишайника. Они представляют собой полимеры глюкозы лихенин и изолихенин. Как можно догадаться по их названиям, имеющим общий корень со словом «лишайник», лихенин и изолихенин присущи только этим организмам.

Гриб получает от водоросли не только углеводы. Там, где синезеленый фотобионт фиксирует атмосферный азот, существует быстрый и устойчивый отток образовавшегося аммония к грибному соседу водоросли. Это продемонстрировали английский исследователь У. Стюарт и его коллеги в опытах с радиоактивным ^{15}N, проводившихся на пельтигере пупырчатой, у которой синезеленая водоросль носток находится в цефалодиях, а зеленая коккомикса — в слоевище. Через короткий промежуток времени после введения ^{15}N 5% изотопа было обнаружено в зеленой водоросли, а все остальное количество этого элемента было найдено в грибных гифах. Кроме того, другими исследователями было показано, что синезеленая водоросль носток, ведущая симбиотический образ жизни в талломе пельтигеры пупырчатой, пельтигеры собачьей и ряда других лишайников, выделяет в грибные гифы не только аммоний, но и готовые аминокислоты и даже более сложные соединения, полипептиды. Из аминокислот и полипептидов в грибных гифах, по-видимому, создаются белки, идущие на построение тела лишайника.

Таким образом, данные, полученные физиологами, помогают понять, что извлекают лишайниковые симбионты из совместного существования. Гриб питается углеводами, а иногда и азотистыми веществами, которые синтезирует водоросль. Водоросль же, очевидно, просто получает возможность широко расселяться по Земле. По словам Д. Смита, «наиболее частая у лишайников водоросль, требуксия, очень редко живет вне лишайника. Внутри же лишайника она распространена, пожалуй, шире, чем любой род свободноживущих водорослей. Цена за занятие этой ниши — снабжение гриба-хозяина углеводами» [44].

Кроме того, жизнь в симбиозе до некоторой степени защищает обоих партнеров от воздействия загрязнения. Например, оказалось, что дыхание лишайников кладония гребешковая и калоплака цельноплодная зависит от содержания сернистого газа в меньшей степени, чем дыхание изолированных из них микобионтов.

ГЛАВА III. ДОЛГОЖИТЕЛИ ЗЕМЛИ

По имеющимся данным, возраст некоторых накипных лишайников, обитающих в Альпах, достигает 600—1300 лет, в Гренландии — 4500 лет, а отдельных видов, которые произрастают в Норвегии, Колорадо и Антарктиде,— даже 10000 лет! Как же размножаются и растут эти организмы, что позволяет им так долго существовать и как отражается на их долголетии загрязнение окружающей среды?

Продление рода

Лишайники размножаются тремя способами: половым, бесполым и вегетативным.

В основе полового воспроизведения лишайников лежит слияние двух грибных половых клеток. Образуется новая клетка, которая последовательно делится и дает начало группе спор. Обычно их восемь, и располагаются они в особом мешочке — сумке. Так как сумка по-латыни называется «ascus», то и споры, образующиеся при половом размножении, именуют аскоспорами. Сумки с аскоспорами собраны у лишайников в открытые или закрытые плодовые тела. Открытые плодовые тела называют апотециями, закрытые — перитециями. Схематически строение плодовых тел изображено на рис. 5 и 6.

Размер апотециев, в частности их диаметр,— постоянный признак для каждого вида лишайников, но у разных видов он колеблется в широком диапазоне: от 0,1 мм до 2—3 см. Закрытые плодовые тела, перитеции, более или менее глубоко погружены в слоевище и имеют выводное отверстие, через которое зрелые аскоспоры выходят наружу. На поперечном срезе плодового тела видно, что сумки со спорами окружены вытянутыми клетками.

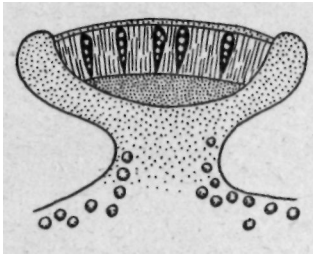


Рис. 5. Вертикальный разрез апотеция.

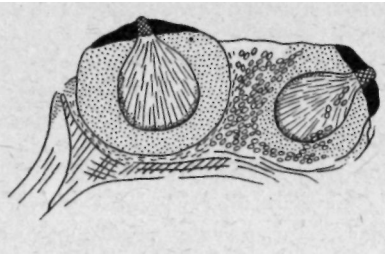


Рис. 6. Вертикальный разрез перитеция.

Именно эти клетки поддерживают сумки в вертикальном положении.

Споры лишайников, как видно из рис. 7, очень разнообразны по форме и строению. Они бывают одно-, двух- и многоклеточными, их размеры колеблются от 1,5 до 300 мкм. Самыми крупными многоклеточными спорами, длиной до 525 мкм, обладает бацидия краевая, произрастающая на Суматре и Филиппинах.

В отличие от грибных, лишайниковые плодовые тела многолетние, поэтому образование новых сумок и высыпание из них созревших спор происходит в течение нескольких лет. По-видимому, выбрасывание спор имеет сезонную периодичность. Однако ученые, наблюдавшие рассеивание аскоспор в лаборатории, не пришли к единому мнению, стимулируется ли этот процесс повышенной влажностью или, наоборот, подсушиванием апотециев. Возможно, разные виды лишайников в момент высыпания спор предъявляют разные требования к условиям влажности.

Дальность «стрельбы» спорами у лишайников не очень велика: споры подскакивают не выше 30 мм и отлетают от сумки на 10—40 см. Важно, чтобы они вновь не попали на липкую поверхность плодового тела, тогда их дальнейшее распространение обеспечивается ветром.

Много ли спор возникает в лишайнике? По подсчетам чешского лихенолога А. Гилитцера, из одного апотеция солорины мешочковидной за день выбрасывается 1200—1700 спор. Для выживания вида и расселения его вширь большое количество спор совершенно необходимо. Ведь только малая часть из этих тысяч попадает в благоприятные условия. Напомним, что как в растительном, так и в животном мире количество зародышей тем больше, чем

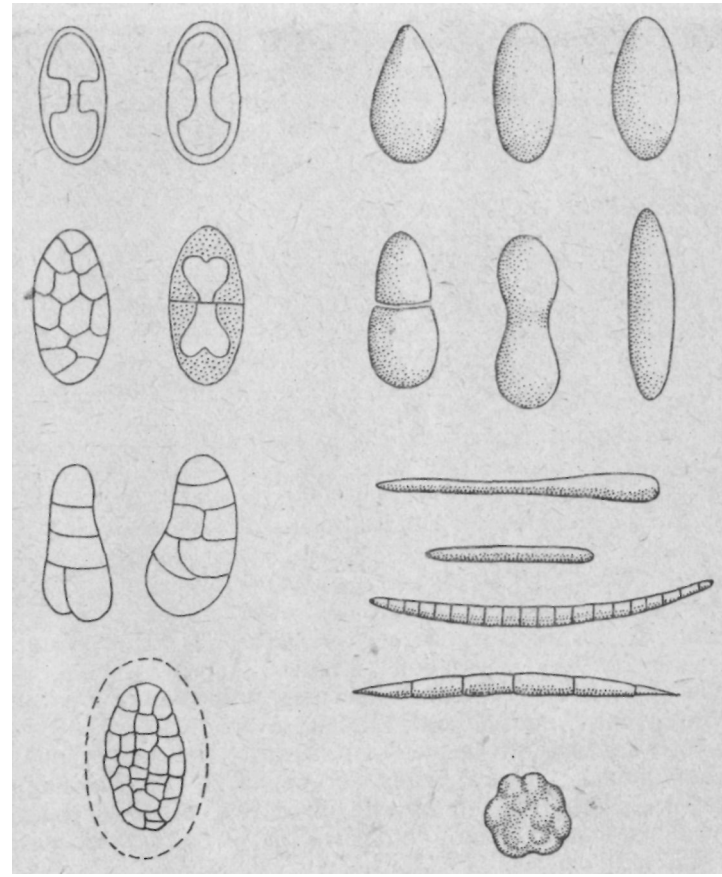


Рис. 7. Различные формы и строение спор лишайников.

меньше обеспечена их дальнейшая безопасность. Сравните, например, миллионы икринок у рыб и единицы яйцеклеток у млекопитающих.

Но вот аскоспоры-счастливицы попали на подходящий для них субстрат, и влажность и температура тоже оказались подходящими. Начинается прорастание споры. Из нее появляется одна или несколько грибных гиф, которые растут, ветвятся и переплетаются между собой. Частью гиф. это сплетение прикрепляется к субстрату. Если удача будет сопутствовать проросшим спорам и дальше и на их пути встретится нужная водоросль, то начнется оплетание водорослевых клеток грибными нитями, образо-

вание первичного слоевища, а в дальнейшем — и зрелого слоевища с новыми плодовыми телами. Как видим, половое размножение лишайников — процесс длительный и трудный. Много опасностей подстерегает аскоспоры, и лишь немногие из них дают начало новому лишайнику. Остальные погибают, не начав прорастать либо не встретив в нужный момент водорослевого партнера.

Ученый З. Отт провел недавно интересный эксперимент с ксанторией настенной. Дело в том, что этот лишайник размножается только половым путем, однако, несмотря на перечисленные выше трудности, распространен очень широко. Споры ксантории настенной высевали на очищенную, но не стерильную кору дерева и наблюдали за развитием нового слоевища с помощью сканирующего микроскопа. Оказалось, что, прорастая из спор, грибные гифы на первых порах оплетали любые одноклеточные водоросли, во множестве живущие на древесной коре. Образовывалась рыхлая ткань из отдельных комочков водорослей с гифами. Она была совсем непохожа на тело лишайника. Однако, по мнению Отта, временное сожительство гриба с «чужими» водорослями помогает гифам быстро и широко распространиться по коре, и тогда встреча с «родной» водорослью из рода требуксия становится более вероятной. Только после внедрения требуксии (свободноживущей или выделившейся из фрагментов других лишайников) в рыхлую ткань начинается развитие настоящего слоевища ксантории настенной. Если подобное двухступенчатое развитие подтвердят другие исследователи на других объектах, быстрое распространение лишайников половым путем станет более объяснимым.

Следует подчеркнуть, что половое размножение -осуществляется только микобионтом лишайника, поскольку сумки с аскоспорами имеют исключительно грибное происхождение.

Быстрее и проще лишайники размножаются бесполым и вегетативным способами. Бесполое размножение осуществляется очень мелкими бесцветными клеточками, пикноконидиями; которые созревают в особых мешочках, пикнидиях, и в огромных количествах высыпаются из этих мешочков через специальные отверстия. По мнению некоторых ученых, пикноконидии — это мужские половые клетки, однако, поскольку их слияния с женскими клетками до сих пор еще никто не наблюдал, этот вопрос остается открытым. Зато доказано, что из пикноконидии

Бор-беломошник. *Фото автора*.

Кладина звездчатая — украшение леса. *Фото автора.*

Бородатый» лишайник уснея длиннейшая. *Фото В. Маншеньюана.*

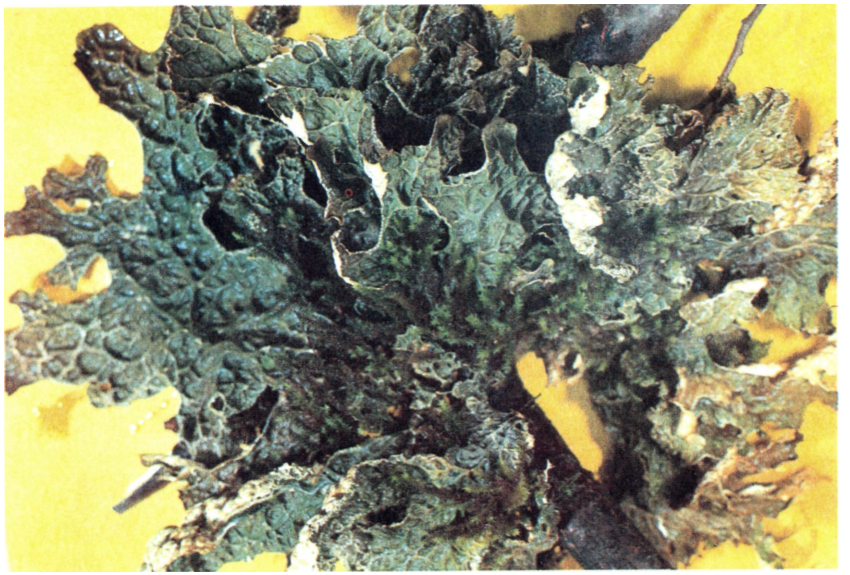
Кладина лесная (светло-зеленая) и кладина оленья (сиреневатая), произрастающие в тундре, являются кормом северных оленей. *Фото автора.*

Цетрарию исландскую неправильно называют исландским мхом. *Фото В. Маншеньюана.*

Гипогимния вздутая очень чувствительна к загрязнению воздуха. *Фото автора.*

Ксантория настенная, или золотянка, поселяется не только на стволах деревьев, но и на заборах и крышах домов. *Фото автора.*

Ксантория настенная. *Фото В. Маншеньюана.*



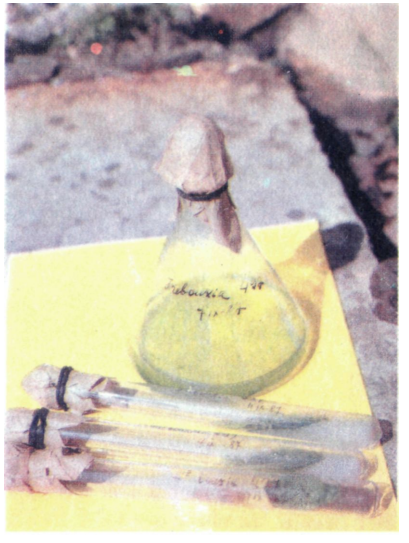
Лобария легочница по внешнему виду напоминает ткань легкого. *Фото В. Маншеньюана.*

Пельтигера пупырчатая после дождя становится изумрудно-зеленой. *Фото автора.*

Летария лисья, на которой О. Ланге продемонстрировал устойчивость фотосинтеза к низким температурам. *Фото В. Маншеньюана.*

Пельтигеру собачью часто можно встретить на обочине лесной тропинки. *Фото В. Маншеньюана.*

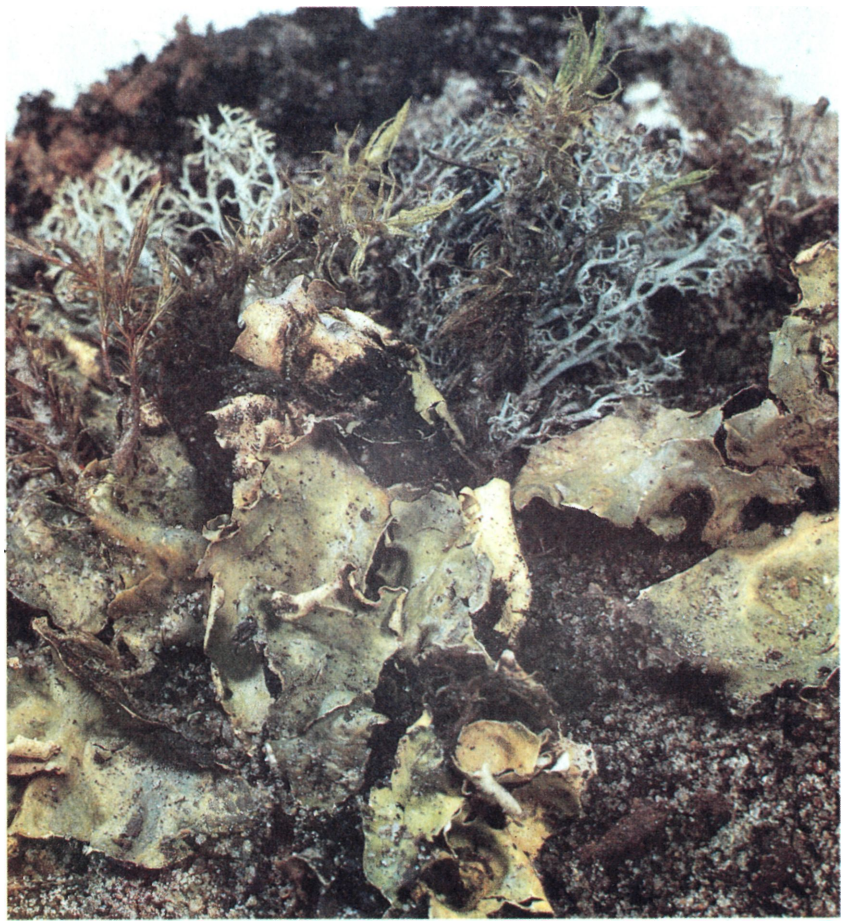
Изолированные лишайниковые грибы совсем не похожи на лишайники. *Фото автора.*



Лишайниковые водоросли, изолированные из слоевищ, могут жить в лабораторных условиях. *Фото автора.*

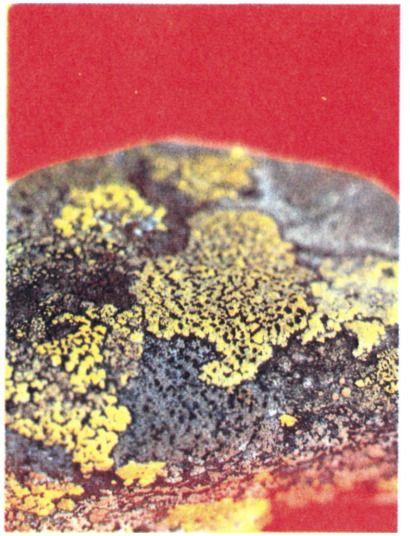
Стереокаулон везувианскии образует плотные подушки, похожие на ежиков. *Фото В. Маншеньюана.*

Пармелия скальная обладает способностью накапливать серу, поглощая сернистый газ из атмосферы. *Фото В. Маншеньюана.*



Нефрома арктическая — житель полярной тундры. *Фото В. Маншень-юана.*

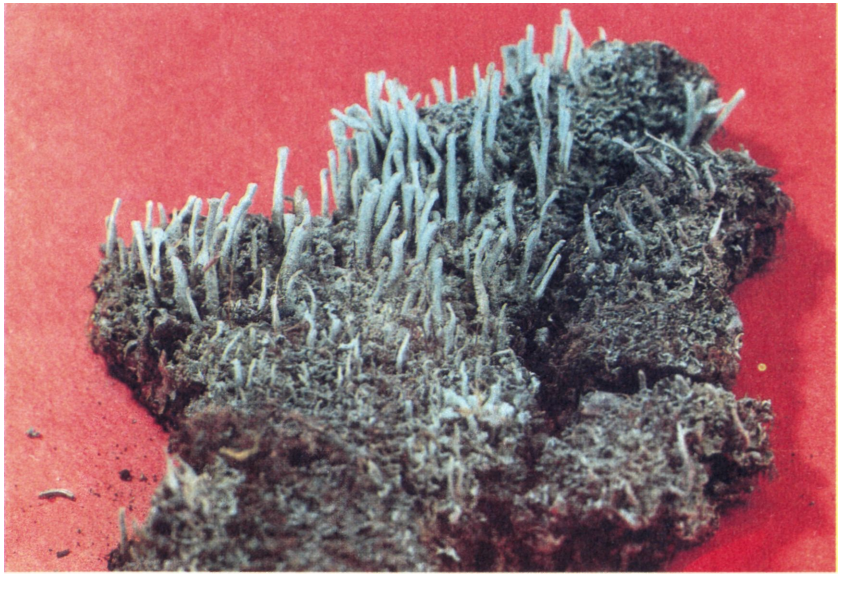
Пельтигера многопалая, на которой Д. Смит и его коллеги проводили физиологические исследования. *Фото В. Маншень-юана.*



Накипной лишайник, ризокарпон географический образует на камнях причудливые узоры. *Фото автора.*

Кладония гребешковая — главный объект опытов В. Ахмаджяна по искусственному синтезу лишайников. *Фото В. Маншеньюана.*

Уснею хохлатую трудно встретить в загрязненных районах. *Фото В. Маншеньюана.*

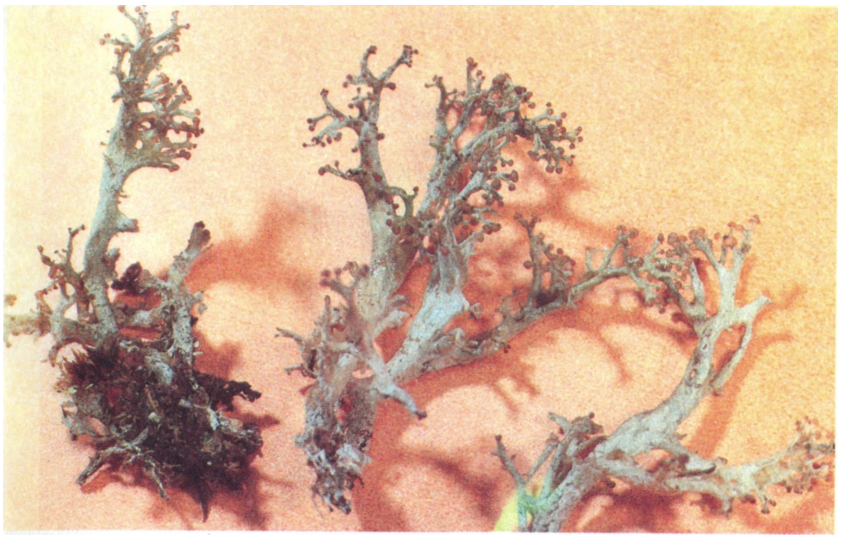


Кладония бахромчатая — сравнительно устойчивый к воздействию загрязнения вид. *Фото В. Маншеньюана.*

Пармелия бороздчатая растет на стволах деревьев. *Фото автора.*

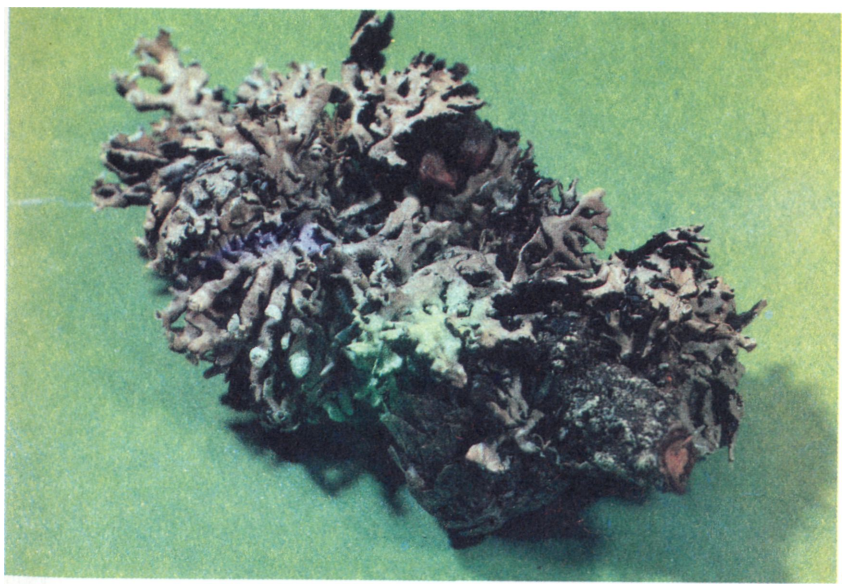
Уснея пышная — любитель чистого воздуха. *Фото В. Маншеньюана.*

Лишайниковые кислоты и лекарственный препарат натрия уснинат (натриевая соль усниновой кислоты). *Фото автора.*

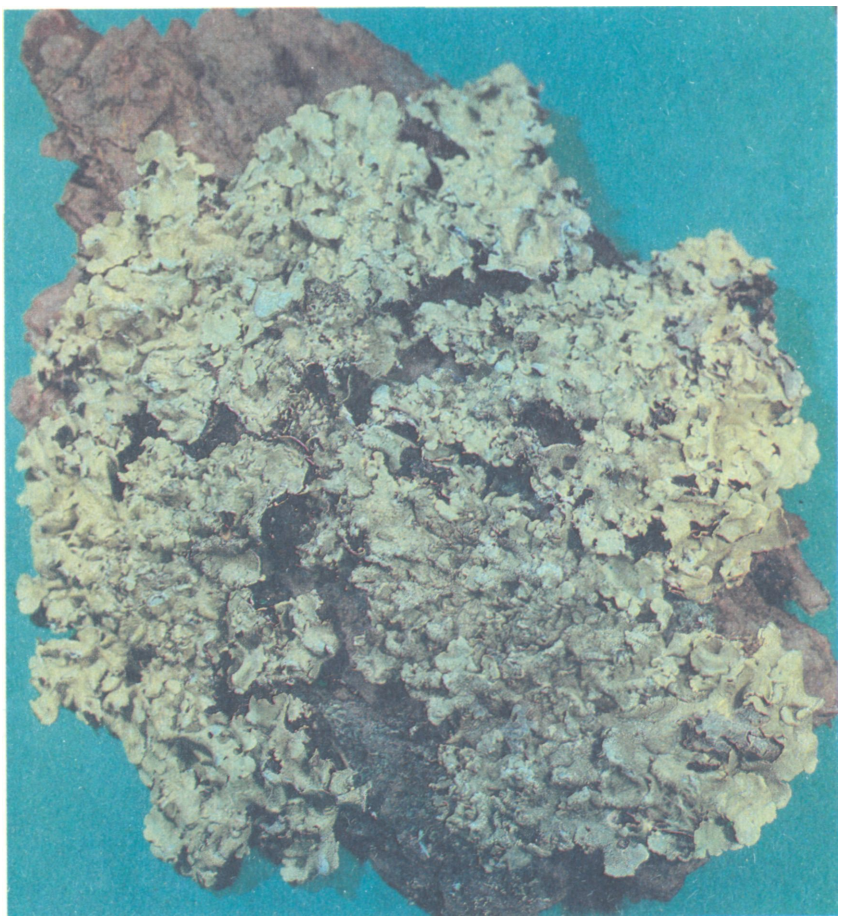


Кладония вильчатая. Изучением вопросов, связанных с ее ростом, занимается Х. Яне. *Фото В. Маншеньюана.*

Диплосхистес неровный оказался очень устойчивым к воздействию цинка. *Фото В. Маншеньюана.*



Цетрария сизая — один из самых чувствительных к загрязнению видов лишайников. *Фото В. Маншеньюана.*



Пармелия козлиная исчезает при загрязнении среды и вновь поселяется на стволах деревьев при устранении его источников. *Фото В. Маншеньюана.*

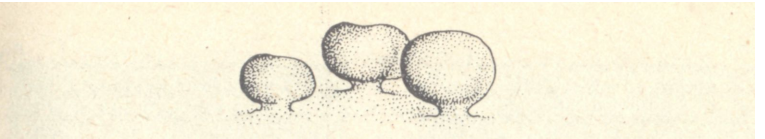


Рис. 8. Шаровидные изидии.

может развиться новое лишайниковое слоевище.

Вегетативное размножение происходит с помощью соредий, изидии или фрагментов лишайникового слоевища. У многих лишайников на талломе располагаются очень маленькие шаровидные тельца, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли, окруженных сплетением тонких грибных гиф. Коровой слой у них обычно отсутствует. Это соредии. При скоплении соредий на поверхности лишайника создается впечатление, что слоевище посыпано порошком. Соредии легко отделяются друг от друга и от лишайника, разносятся ветром, реже водой, а иногда и насекомыми, которые ползают по растению. Попав в благоприятные условия, соредии разрастаются в новые слоевища. Иногда они прорастают прямо на теле материнского лишайника. В таком случае на листоватом лишайнике появляются новые маленькие лопасти, на кустистом — новые веточки.

Немецкий лихенолог Х. Яне наблюдал, как соредии беомицеса рыжего в больших количествах заносило ветром на моховые подушки. Из соредий развивались слоевища лишайника, и мох под ними полностью сгнивал. Через три года лишайник отмирал, а его соредии поселялись на соседних мхах.

У некоторых видов лишайников вегетативное размножение происходит с помощью изидии. Это маленькие выросты верхней поверхности слоевища и его краев, покрытые коровым слоем, которые содержат те же водоросли, что и остальная часть слоевища. Так же, как и в соредиях, водоросли окружены грибными гифами. Одна из форм, которые могут иметь изидии, схематически изображена на рис. 8.

Недавно Х. Янсу и его коллегам удалось, так сказать, подсмотреть и сфотографировать развитие лишайниковых слоевищ из соредий, изидии и спор. Этот необычайно интересный опыт проводили так. Кусочки древесной коры очищали металлической щеточкой, прикрепляли их к держателям сканирующего электронного микроскопа, на которые обычно наклеивают образцы, и засевали соредиями, изидиями или спорами разных лишайников.

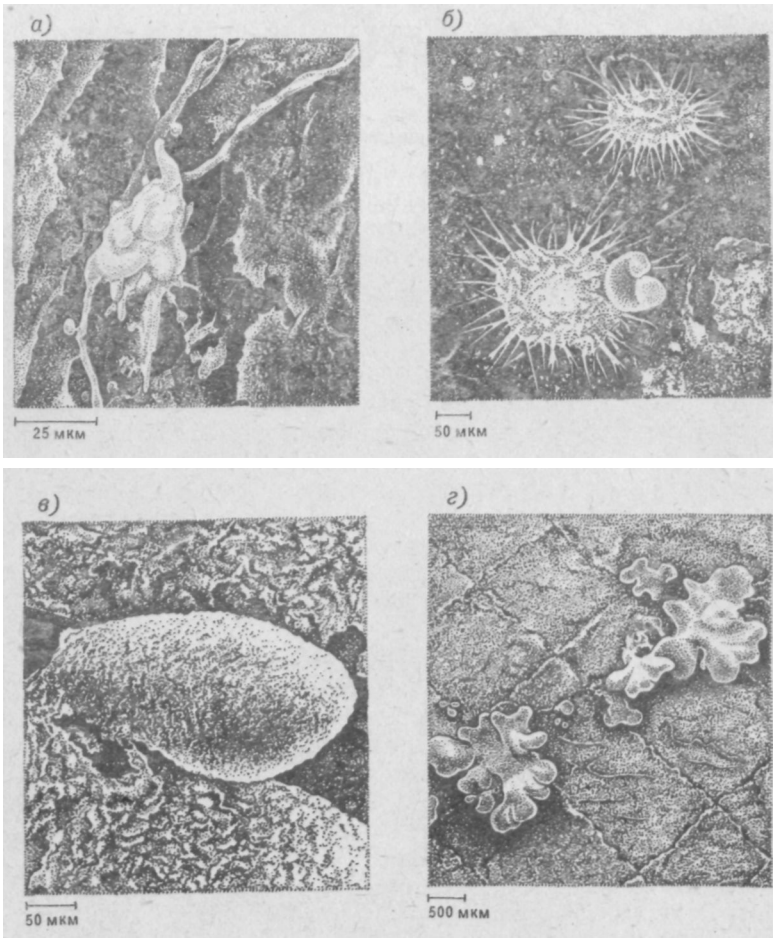


Рис. 9. Развитие лишайника гипогимния вздутая.

а — сор. дин с прорастающими спорами; *б* — паутинная стадия; а — лопасть молодого слоевища, вырастающей из основной ткани; *в* — полностью сформировавшееся слоевище.

Блоки держателей помещали в природные условия, на ветви дерева, и регулярно просматривали под микроскопом.

Из рис. 9, показывающего развитие слоевища гипогимнии вздутой из соредий, видно, как прорастающие из соредий гифы образуют паутинную сеточку. Сеточки соседних соредий покрываются общей сетью с желатинообразной тканью до тех пор, пока не возникнет цельный

слой. По краям этого слоя образуются молодые лопасти. Подрастая, они ветвятся, и за 12 месяцев развивается типичное слоевище гипогимнии вздутой.

Интересно, что на процесс развития молодых слоевищ из соредий отрицательно влияло загрязнение атмосферы. Когда опыт проводили вблизи от автострады во Франкфурте-на-Майне, развивающиеся талломы имели пористый коровой слой, когда же помимо загрязнения лишайники испытывали влияние неподходящих условий влажности, повреждения слоевищ были особенно значительными, вплоть до разрушения соредиальных комков.

Позже подобные опыты были проведены в лабораторных условиях на лишайнике пельтигера двупалая, содержащем не зеленую, а синезеленую водоросль. Стадии развития слоевища из соредий были такими же, как и у гипогимнии вздутой, однако лопасти пельтигеры двупалой развились за четыре месяца.

Наконец, лишайники могут размножаться просто кусочками таллома. У накипных видов часть слоевища отстает от субстрата и уносится на новое место ветром. Кустистые лишайники в сухую погоду дробятся на мелкие кусочки под ногами человека и животных. Падая на землю, эти кусочки часто дают начало новым растениям.

В городе Сиэтле (штат Вашингтон) было проведено специальное исследование способа размножения гипогимнии вздутой. На стволе и ветвях сливы, где рос лишайник, поместили клейкие полоски и в течение недели «отлавливали» с их помощью соредии и кусочки лишайника. Оказалось, что в ловушках было больше соредий, чем обломков слоевища, причем в зависимости от силы ветра соредии отлетали от материнского слоевища на разные расстояния — от 2 см до 25 м.

В пустынях и южных степях живут кочующие лишайники, не прикрепленные к субстрату. Это аспицилия съедобная, аспицилия блуждающая и др. За свое беловатое мелкочешуйчатое слоевище они получили название «манна». Это с ними, вероятно, связано возникновение библейской легенды о манне небесной: «...На рассвете, едва только сигнал серебряных труб разбудил их, израильтяне с изумлением увидели, что все пространство степи, куда ни глянь, покрыто белыми как снег шариками, напоминающими град. Все, как один, выбежали из шатров, чтобы поближе разглядеть странное явление. Вышел из шатра и Моисей и с ликующей улыбкой сообщил, что это манна, ниспосланная Яхве израильтянам, и она заме-

нит им хлеб. Отведав странные шарики, израильтяне убедились, что они по вкусу напоминают хлеб с медом, и бросились их собирать. Оказалось, что за день можно собрать манны столько, сколько необходимо для утоления голода. Отныне в течение сорока лет скитаний в пустыне манна составляла их хлеб насущный».*

Растрескиваясь, комочки кочующих лишайников дают два-три новых слоевища, дорастающих затем до своих обычных размеров. Вот почему они так быстро распространяются.

Замечено, что виды, образующие соредии и изидии, очень редко имеют апотеции и перитеции. Иными словами, одни лишайники размножаются преимущественно половым путем, другие — вегетативным. С биологической точки зрения, слияние двух клеток в половом процессе чрезвычайно важно, потому что оно обеспечивает генетическое обновление организма и его развитие начиная с «младенческого» возраста. С другой стороны, вегетативное размножение происходит гораздо быстрее, и с его помощью лишайники могут шире расселяться по Земле.

Рост и долголетие

В процессе роста накипные и листоватые лишайники равномерно увеличиваются по краям, образуя округлые слоевища. Кустистые виды этих растений постоянно растут верхушками в длину, в то время как нижние части подециев постепенно отмирают.

Есть разные методы, позволяющие определить скорость роста лишайника. Можно ежегодно измерять радиус слоевища, можно приложить к лишайнику кусок кальки или прозрачную пластинку и нанести на нее его контуры, а через год снова наложить ту же пластинку и посмотреть, насколько увеличилось растение (рис. 10). Наиболее точный метод — проведение фотосъемки участка, покрытого лишайниками, через определенные интервалы времени. Иногда бывает полезно воспользоваться и косвенным методом. Дело в том, что лишайники часто поселяются на оградах, крышах и стенах многих старинных зданий, на опорах мостов, могильных камнях и памятниках. Зная дату постройки этих объектов и определив размеры слоевищ, можно приблизительно узнать скорость

* З. Косидовский. Библейские сказания.— М.: Политиздат, 1966.— С. 130—131.

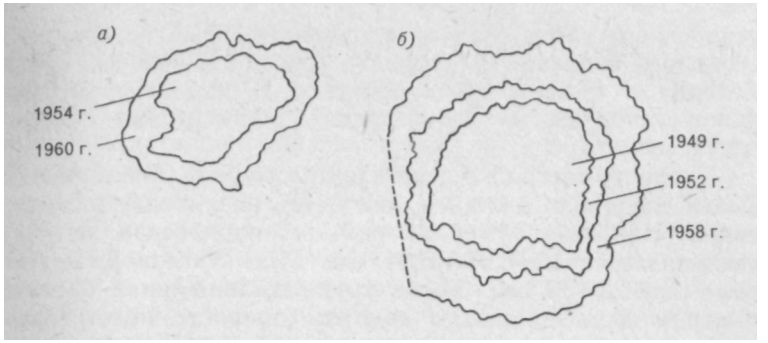


Рис. 10. Измерение роста лишайников.

На кусочках пластика очерчены слоевища графиса написанного *(а)* и пармелип усыпанной *(б)*-

роста каждого вида растений. Возраст лишайников-эпифитов часто определяют по годичным кольцам ветвей дерева-хозяина.

Используют и обратный расчет: зная скорость роста и размеры лишайников, определяют возраст субстрата, на котором они растут. Этот метод получил название лихенометрии. Например, лишайники помогли разгадать одну из тайн моаи — гигантских статуй на острове Пасхи, высеченных из вулканической породы древними ваятелями. Возраст этих истуканов долго не удавалось определить. Сравнивая фотографии моаи, сделанные с интервалом в 47 лет, заметили, что лишайники, покрывающие их, за это время выросли. Рассчитали их годовой прирост, а затем и возраст. Оказалось, что лишайникам от 380 до 850 лет, а значит, и статуям не меньше.

Результаты экстраполяции возраста лишайников на возраст некоторых горных пород могут быть использованы и в геологии. Так, с помощью лишайника ризокарпон географический вычислен возраст ледниковых морен в Канаде и Гренландии, составляющий более 1000 лет. Эстонский лихенолог Ю. Л. Мартин провел датировку горных пород на Полярном Урале и на острове Западный Шпицберген.

Основателем лихенометрии по праву считается канадский ученый Р. Бешель. Лихенометрические расчеты проводятся с поправкой на различия в скорости роста лишайников в течение их жизни: в большинстве случаев У молодых растений слоевище увеличивается быстро, с

ускорением, затем следует продолжительный период постоянного небольшого прироста слоевища, который происходит с одинаковой скоростью. В неблагоприятных условиях среды период быстрого роста может совсем отсутствовать.

Скорость роста измерена для целого ряда лишайников. **Как** и следовало ожидать, она очень различна у разных видов. Например, умбиликария цилиндрическая за год увеличивается на 0,01—0,04 мм, а пельтигера рыжеватая — на 25—27 мм. Более крупные лишайники растут быстрее. Есть данные о годовом приросте пельтигеры окаймленной, составившем целых 45 мм. Конечно, по меркам сосудистых растений даже этот «гигантский» прирост кажется ничтожным. Мы уже знаем причины такой меддительности: скудное питание, слабый синтез органического вещества, приостановка обменных реакций в засушливое время. Максимальный рост, как и наиболее интенсивный фотосинтез, наблюдается при достаточной влажности и умеренных температурах, а значит, в весенние и осенние месяцы.

Канадские лихенологи Г. Харрис и К. Кершо провели исследования процессов роста пармелии бороздчатой и гипогимнии вздутой в лабораторных условиях и обнаружили, что эти лишайники быстрее всего растут при смене периодов увлажнения и высушивания, освещения и темноты. Они объяснили результаты своих наблюдений **тем,** что в насыщенном влагой слоевище микобионт усиленно дышит и все углеводы, запасаемые водорослью в процессе фотосинтеза, немедленно передаются ее грибному соседу и расходуются при дыхании. Если период увлажнения затягивается, истощенная грибом водоросль прекращает рост и даже погибает. При низком же содержании воды дыхание грибного партнера резко сокращается и водоросль может накопить на свету немного углеводов, необходимых ей для роста.

Продолжительность жизни лишайников, за исключением упомянутых накипных долгоживущих видов, имеет вполне обозримые пределы. Для многих кладоний она составляет 10—25 лет, а для эпифитной пармелии усыпанной — около 40 лет.

Х. Яне и его коллеги на небольшом острове у северного побережья Нидерландов провели подробные исследования процессов роста кладонии вильчатой. Больше года с одного и того же участка ежемесячно собирали подеции лишайника и затем внимательно изучали их под

микроскопом. Ученые наблюдали, что первыми на свет появляются подеции, лишенные плодовых тел. Апотеции закладываются летом, максимально развиваются в зимние дни и заканчивают формирование весной. Весь цикл развития апотеция длится от двух до четырех месяцев. Чем больше влажных дней в сезоне, тем больше закладывается плодовых тел. В момент их закладки стерильные веточки без апотециев начинают интенсивно ветвиться. Зато подеции, на верхушках которых образовались плодовые тела, больше ветвиться и расти уже не могут. После созревания апотециев лишайник погибает. Общая продолжительность жизни кладонии вильчатой составляет десять лет.

Что мешает росту?

Существенное влияние на развитие лишайникового слоевища начиная с начальных его этапов оказывает загрязнение атмосферы. Так, сернистый газ даже в следовых концентрациях вызывает страдание водорослей в сердиях гипогимнии вздутой и мешает прорастанию грибных аскоспор. Это подтвердил специально поставленный опыт, во время которого споры пельтигеры собачьей, леканоры конизоидной и других лишайников выдерживали на культуральной среде, в которую добавляли двуокись серы или фторид в разных концентрациях. Оказалось, что споры пельтигеры собачьей были наиболее чувствительны к сернистому газу и не прорастали даже при самой низкой концентрации, составлявшей 500 мкмоль, а споры леканоры конизоидной были устойчивы к обоим поллютантам по отдельности. В результате же совместного воздействия этих веществ прорастание спор прекращалось не только у пельтигеры собачьей и леканоры конизоидной, но и у всех других подопытных лишайников.

При больших концентрациях сернистого газа лишайники преждевременно стареют. Симптомы старения описаны на примере листоватых лишайников пармелия скальная, пармелия ярко-зеленеющая и ксантория настенная. Колонии этих растений приобретают специфическое очертание полумесяца, потому что центральные части их слоевищ отстают от субстрата и выпадают, хотя края лопастей скорости роста не снижают. Обычно по мере приближения к источнику загрязнения слоевища лишайников становятся толстыми, компактными и почти совсем утрачивают плодовые тела, зато обильно покрываются соре-

днями. Дальнейшее загрязнение атмосферы приводит к тому, что лопасти лишайников окрашиваются в беловатый, коричневый или фиолетовый цвет, их талломы сморщиваются, и растения погибают.

Результаты исследований, проведенных в Нидерландах, показали, что в связи с развитием промышленности за 60 лет средняя длина «бородатых» лишайников из рода уснея уменьшилась с 50 до 10 см.

Понятно, что загрязнение атмосферы приводит к обеднению и оскудению лишайниковой флоры. Например, загрязнение атмосферы выбросами целлюлозного завода в штате Монтана (США) стало причиной снижения биомассы лишайников в радиусе 16 км от этого промышленного объекта.

О влиянии свинца на рост лишайников пока можно судить только по результатам единственного опыта, проведенного с псевдопармелией балтиморской и показавшего, что молодые слоевища данного лишайника вблизи от автострады росли втрое медленнее, чем в фоновом районе, и что на рост зрелых талломов свинец не влиял.

На высокие концентрации цинка разные лишайники реагируют по-разному. Например, у кладонии шиловидной подеции становятся раздутыми, искривленными, темнеют и покрываются зернистыми чешуйками. Другой лишайник, диплоехистес неровный, при концентрации цинка, превышающей 9% на 1 г сухого вещества растения, только слегка темнеет.

Некоторые исследователи связывают накопление металлов в слоевищах лишайников с характерным окрашиванием. Так, накопление железа, по их мнению, является причиной того, что слоевища некоторых видов этих растений приобретают коричневый оттенок, а накопление меди — зеленый.

Изучение лишайниковой флоры в городах и вблизи от крупных промышленных объектов показало, что некоторые лишайники удивительно устойчивы к загрязнению. Так, леканора конизоидная распространена именно в индустриальных районах и вне городов почти не встречается. Этот вид, впервые найденный в середине прошлого столетия в Англии, энергично расселялся и заполонил «лишайниковые пустыни» Европы. Очень выносливы леканора Хагена и некоторые лепрарии. Стереокаулон шляпочный также населяет многие города, например в Англии. Некоторые виды, привыкшие в природе жить на известняках, с успехом поселяются на каменных стенах и не гибнут в

сухом и загазованном городском воздухе. Наиболее чувствительны к поллютантам соредиозные виды лишайников, потому что вредные газы легче проникают внутрь их талломов.

Необходимо сказать, что исчезновение большинства видов лишайников обусловлено не только загрязнением и низкой влажностью. Важную роль здесь, конечно, играет уничтожение девственных лесов с последующей заменой новыми (вторичными) посадками. Ведь на коре саженцев, привезенных из питомников, нет лишайниковых слоевищ, которые в изобилии покрывают старые деревья в лесу и рассеивают множество спор, соредий и изидий. Поэтому, вторичные леса намного беднее лишайниковой флорой, чем первичные. А уж о городах и сельскохозяйственных угодьях, где леса полностью уничтожены, и говорить не приходится — там лишайники исчезают безвозвратно.

Есть у лишайников враги и в мире животных. Например, большой вред им наносят улитки, слизни и некоторые прожорливые насекомые.

Как и когда возникли на Земле лишайники?

На этот вопрос ответить очень трудно, потому что ни ископаемых остатков, ни отпечатков лишайников на горных породах до сих пор почти не обнаружено. Предполагают, что эти симбиотические организмы существуют на Земле не менее 200 миллионов лет. Одно можно сказать определенно: они появились на планете позже, чем свободноживущие грибы и водоросли.

Что могло послужить толчком к возникновению симбиотических отношений между водорослью и грибом? Нельзя не признать, что зеленые растения, способные создавать органическое вещество из углекислого газа и воды (автотрофы), имеют и всегда имели огромное преимущество перед теми растениями, которые лишены такой способности (гетеротрофами). Бесхлорофильные организмы, в частности грибы, могут питаться только тем, что «приготовили» им автотрофы в процессе фотосинтеза, да еще минеральными солями. Грибы либо паразитируют на живых зеленых растениях, питаясь их соками, либо используют продукты их жизнедеятельности и отмершие остатки (такой способ питания, как уже упоминалось, называется сапрофитным). Можно представить себе, что лишайники

возникли из случайных ассоциаций грибных гиф и водорослей, которые затем все больше и больше приспосабливались друг к другу. Возможно, на первых порах гриб паразитировал на водоросли и убивал ее, но это в конечном итоге приводило к гибели самого гриба. Выживали же другие ассоциации, где «коварный» гриб сумел так изменить физиологию водоросли, что она стала отдавать своему партнеру большую часть добытого органического вещества. Наконец, симбиоз из случайного превратился в обязательный, когда гриб и водоросль могут жить только вместе и возврат к свободному существованию приведет их к гибели.

Но не у всех лишайников симбиотические отношения достигли одинаково высокого уровня. Есть одна очень любопытная группа лишайников — порошкоплодные, которые живут главным образом в девственных лесах. Такое название им дали за то, что их плодовые тела представляют собой порошкообразную споровую массу. Эти лесные жители могут иметь различную степень лихенизации. Здесь и свободноживущие грибы, никогда не вступающие в симбиоз с водорослями, и такие грибы, которые могут жить как сами по себе, так и вместе с определенными видами водорослей, и настоящие лишайники с постоянным фотобионтом в течение всего жизненного цикла.

Какие лишайники следует считать более развитыми, стоящими на верхних ступеньках эволюционной лестницы, а какие — самыми низкоорганизованными? Наиболее примитивны гомеомерные лишайники, в которых водоросли рассеяны по всему однородному слоевищу. Таких лишайников не очень много, и обитают они главным образом в сырых местах Лучше приспособлены к перенесению засушливых периодов и гораздо шире расселены по' Земле гетеромерные лишайники, слоевище которых разделено на коровой, водорослевый и сердцевинный слои. Самыми высокоорганизованными из них, видимо, нужно признать кустистые виды, у которых водорослевый слой в каждой веточке располагается по окружности, и это обеспечивает оптимальную освещенность водорослей для фотосинтеза. А вот размножение, пожалуй, лучше всего «организовано» у эндокарпонов и их близких «родственников»: вместе с созревшими аскоспорами они выбрасывают из сумок и клетки фотобионта, обходя таким образом самую рискованную фазу в цикле развития — поиск водоросли прорастающим микобионтом.

ГЛАВА IV. УНИКАЛЬНАЯ ХИМИЯ

Издавна лишайники были известны как источник получения полезных химических веществ. Еще в древности из этих растений добывали красители для тканей. Кстати, лишайниковые краски до сих пор используются в кустарных промыслах во многих странах Европы, а также Северной Америки (например, индейцами). Из некоторых лишайников получают знакомый всем химикам лакмус.

Более 100 лет тому назад лихенологи обратили внимание на то, что слоевища многих лишайников под воздействием растворов иода, щелочи и белильной извести окрашиваются в разные цвета. Ученые предположили, что такие «цветные» реакции связаны с присутствием в слоевищах каких-то особых химических соединений. Их исследование началось в конце прошлого века, а в 1907 году вышла первая сводка немецкого лихенолога В. Цопфа с описанием этих веществ, получивших название «лишайниковые кислоты». «Лишайниковые» — потому что большинство из них нигде, кроме лишайников, не встречается, а «кислоты» — так как многие из них содержат карбоксильную группу (-СООН), характерную для органических кислот. И хотя далеко не все эти вещества по своей химической структуре являются кислотами, такое традиционное название за ними сохраняется. Первую лишайниковую кислоту выделил из цетрарии исландской немецкий химик К. Пфафф в 1826 году. Сейчас известно около 450 этих соединений!

Выделение, очистка и изучение свойств лишайниковых кислот — заслуга большой группы ученых из разных стран. Назовем самые известные имена: Я. Азахина (Япония), Й. Сантессон (Швеция), 3. Хунек (Германия) и Ч. Калберсон (США). Сейчас для исследования лишайниковых кислот используют такие аналитические методы, как тонкослойная хроматография, спектрометрия, рентгеновский анализ и др.

Как и где синтезируются лишайниковые кислоты?

Большая часть этих соединений в воде не растворяется. Однако они растворяются в таких жидкостях, как ацетон, хлороформ, эфир и др.

Осаждаясь из растворов, лишайниковые кислоты образуют красивые кристаллы разной формы. Многие лишайниковые кислоты бесцветны, однако среди них есть и окрашенные соединения: желтые, красные, оранжевые, фиолетовые. Именно от лишайниковых кислот зависит цвет некоторых лишайников. Например, золотистый цвет ксантории настенной обусловлен присутствием париетина, а красный цвет апотециев кладонии гребешковой — наличием родокладоновой кислоты.

В слоевище лишайниковые кислоты располагаются на стенках грибных гиф. Неокрашенные соединения находятся в сердцевине, окрашенные чаще всего локализованы в коровом слое.

Лишайниковые кислоты — сложные органические соединения с весьма разнообразной структурой. Их молекулы построены из атомов углерода, кислорода и водорода. В состав молекул чаще всего входит от одного до трех шестичленных углеродных колец, связанных перемычками и имеющих боковые цепи (рис. 11).

Для того чтобы понять, как образуются в лишайниках эти необычные соединения, ученые применяют разные методы. Некоторые кислоты синтезированы искусственно, в лабораторных условиях. Синтез других прослежен непосредственно в талломе лишайников, с использованием метода изотопной метки. Все это позволяет представить себе последовательность биохимических реакций, в результате которых из продуктов фотосинтеза возникают сложные молекулы лишайниковых кислот.

Каково участие лишайниковых симбионтов в образовании этих соединений? По меткому выражению В. Ахмаджяна, одна из самых загадочных проблем экспериментальной лихенологии — неспособность изолированных микобионтов синтезировать в культуре те химические соединения, которые они синтезируют в симбиозе с водорослью.

Целый ряд научных работ по лихенологии посвящен веществам, которые образуются в теле изолированных из лишайников грибов. У одних микобионтов лишайниковые кислоты найдены не были, у других — кислоты обнаружены, но вовсе не те, которые синтезирует со-

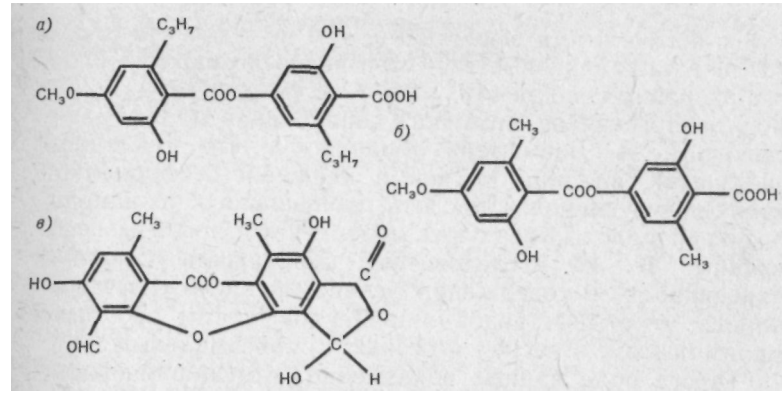


Рис. 11. Структурные формулы лишайниковых кислот.

а — дивариката, *б* — эверновая, *в* — норстиктовая.

ответствующий лишайник. И наконец, из нескольких микобионтов удалось выделить только по одной характерной для растения кислоте, в то время как сам лишайник накапливает в природных условиях не менее двух-трех. Вот показательный пример, описанный В. Ахмаджяном. Кладония гребешковая содержит пять основных лишайниковых кислот: барбатовую, деметилбарбатовую, дидимовую, усниновую и родокладоновую. В изолированном из лишайника микобионте никаких кислот обнаружить не удается. Но стоит микобионту образовать новое первичное слоевище с фотобионтом того же самого или другого лишайника, как снова начинает происходить синтез лишайниковых кислот.

Эти факты доказывают, что биосинтез лишайниковых кислот — результат совместных усилий грибного и водорослевого партнеров. Хотя образование этих веществ происходит в грибных гифах, роль водоросли тоже очень велика. Во-первых, строительным материалом для лишайниковых кислот служат углеводы, которые, как мы знаем, поставляет своему грибному соседу водоросль. Во-вторых, по предположению В. Ахмаджяна и Ч. Калберсон, водоросль препятствует разрушению тех веществ, из которых в теле гриба образуются присущие лишайникам кислоты.

Долгое время лишайниковые кислоты считали конечным продуктом обмена веществ в лишайниках. Если бы было так, то их количество в слоевище растения все время увеличивалось бы и старые части таллома были бы на-

много богаче этими веществами, чем молодые. На самом же деле лишайниковые вещества распределяются в слоевищах разных видов этих растений по-разному. Например, ленинградские физиологи лишайников А. П. Равинская и Е. А. Вайнштейн обнаружили, что у кладины звездчатой, кладины мягкой и кладонии бесформенной количество усниновой кислоты уменьшалось по направлению от молодых верхушек подециев к старым их основаниям. Те же исследователи обнаружили сезонную изменчивость в содержании усниновой кислоты и атранорина у четырех видов лишайников: летом оно было минимальным, а весной и осенью — максимальным.

Такого рода данные показывают, что лишайниковые кислоты активно участвуют в обмене веществ, то накапливаясь в растениях в значительных количествах, то разрушаясь. Как же используются эти соединения лишайниками?

Участие кислот в жизни лишайников

Биологическая роль лишайниковых кислот до сих пор почти не изучена, хотя, согласно некоторым физиологическим исследованиям, которые были проведены в последние годы, она довольно существенна. Очень заманчиво было бы предположить, что соединения, возникающие только в лишайниковом симбиозе, одновременно способствуют и его поддержанию. Однако данной гипотезе противоречит тот факт, что часть лишайников вовсе не имеет лишайниковых кислот.

Е. А. Вайнштейн поставила такой опыт. Из гипогимнии вздутой изолировалась зеленая водоросль требуксия. Как и полагается свежевыделенному фотобионту, сначала водоросль сохраняла симбиотические особенности: быстро фотосинтезировала, образуя в основном растворимый углевод рибит и выделяя большую его часть во внешнюю среду. Через семь дней жизни в культуре требуксия, как и следовало ожидать, потеряла свойства симбионта: фотосинтез у нее ослабел, она перестала выделять в среду углеводы и стала накапливать их в своем теле, в основном в виде сложных нерастворимых соединений. Для части свежевыделенных водорослей в ходе опыта условия жизни в среде изменили. К обычному питательному раствору добавили в одном варианте физодовую кислоту, характерную для гипогимнии вздутой, а в другом — вытяжку из того же лишайника, содержавшую все

присущие ему лишайниковые кислоты. И что же? Лишайниковые кислоты действовали на требуксию точно так же, как если бы рядом с ней «лично» находился ее грибной сосед по слоевищу: симбиотические свойства водоросли сохранились!

Проведенный опыт дает основание предполагать, что именно лишайниковые кислоты являются тем таинственным стимулом, который у многих лишайников заставляет водоросль жить в симбиозе с грибом и снабжать его питательными веществами. В частности, эти вещества могут облегчать доставку углеводов и азотистых соединений из водорослевой клетки, увеличивая проницаемость ее оболочки. У. Кинрейд и В. Ахмаджян установили экспериментальным путем, что усниновая кислота действительно усиливала проницаемость клеточной оболочки у требуксии, выделенной из двух видов лишайников.

Результаты одной из последних работ В. Ахмаджяна по лишайниковому синтезу, в частности по синтезу кустистого лишайника уснея щетинистая, также показали, что не исключено прямое влияние лишайниковых веществ на взаимоотношения гриба и водоросли в слоевище. Во время опытов по синтезу лишайника уснея щетинистая слоевища родительского и вновь синтезированных лишайников во всех подробностях фотографировали с помощью сканирующего микроскопа. И вдруг обратили внимание, что у самой поверхности водорослевых клеток, в местах, где они соприкасались с грибными гифами, располагаются кристаллы усниновой кислоты. Такое тесное соприкосновение усниновой кислоты с водорослью дает основание предполагать, что это вещество может воздействовать на нее и функционально.

Великолепные микрофотографии нескольких видов лишайников, сделанные Р. Хонеггер с помощью сканирующего микроскопа, подтверждают это предположение. Новая методика подготовки срезов к сканированию позволила исследовательнице избежать растворения кристаллов лишайниковых веществ, и они были прекрасно видны на стенках грибных гиф и водорослевых клеток, причем часто не только в тех местах, где они соприкасались, но и рядом с ними. На одной из этих фотографий (рис. 12) мы видим требуксию и гифы из водорослевого слоя лишайника платизматия сизая, усеянные кристаллами каператовой кислоты.

Лишайниковые кислоты могут регулировать активность некоторых ферментов. Широко распространен в лишай-

Рис. 12. Водорослевая клетка и грибные гифы слоевища платизматии сизой с кристаллами каператовой кислоты.

никах фермент уреаза, разлагающий мочевину на углекислый газ и аммиак. На примере лобарии легочницы, кладонии мутовчатой и других было продемонстрировано, что содержащиеся в этих растениях лишайниковые кислоты «тормозят» активность уреазы. Каким образом это происходит? Ответ был получен при изучении механизма действия усниновой кислоты на уреазу лишайника эверния сливовая. Выяснилось, что усниновая кислота «склеивает» молекулы фермента, и поэтому он теряет свою активность. Подобное воздействие лишайниковые кислоты оказывают и на некоторые ферменты, разлагающие аминокислоту аргинин. С другой стороны, активность фермента нитратредуктазы у лобарии легочницы под влиянием ее лишайниковых кислот повышалась.

Говоря о роли лишайниковых кислот в обмене веществ, нужно упомянуть, что, по всей вероятности, они могут также и просто создавать запас органического вещества в талломе растения.

Многие лихенологи приписывают лишайниковым кислотам еще одну интересную функцию. Поскольку известно, что фотобионты обесцвечиваются на ярком свету и предпочитают умеренное освещение, эти исследователи делают вывод, что лишайниковые кислоты корового слоя, особенно окрашенные, затеняют водоросли, находящиеся в слоевище, и предохраняют их от губительного воздействия солнечной радиации.

Наконец, кристаллы лишайниковых кислот на стенках грибных гиф делают их несмачиваемыми. Мы уже >поминали, что именно по таким воздушным гифам в слоевище

проникают кислород, углекислый газ и атмосферный азот, используемые лишайниками при дыхании, фотосинтезе и азотфиксации.

Отважные первопроходцы

До сих пор речь шла об участии лишайниковых кислот в жизни симбионтов. Но этим их роль не ограничивается. По-видимому, именно благодаря своим кислотам лишайники выступают в природе как пионеры растительности. Они участвуют в процессах выветривания и почвообразования, оказывая на субстрат как физическое, так и химическое воздействие, причем химическое воздействие, по-видимому, осуществляется с участием лишайниковых кислот.

Накипные лишайники, поселяющиеся на скалах, внедряют в них особые грибные гифы, ризины, которые проникают в породу на глубину от нескольких микрометров до 15—20 мм, в зависимости от вида лишайника и твердости минералов, составляющих породу. Легче всего ризины разрушают известняки. Если лишайник живет на граните, его ризины в первую очередь внедряются в самый мягкий компонент этой породы, слюду, и вызывают ее растрескивание и расслоение. И хотя полевой шпат и кварц, также входящие в состав гранита, они одолеть не могут, порода все же начинает разрушаться. Во время попеременного смачивания и подсыхания слоевище лишайника меняет объем, а так как оно плотно прикреплено к камню, в последнем появляются трещины. Такое «физическое выветривание» предшествует дальнейшему разрушению породы, которое происходит уже в результате химических процессов.

Долгое время считалось, что лишайниковые кислоты не растворяются в воде, а потому не могут участвовать в «химическом выветривании». Однако опыты показали, что это не так. Например, американские ученые И. Искандер и Дж. Саерс встряхивали кристаллы шести лишайниковых кислот с водными суспензиями трех горных пород: биотита, гранита и базальта. Во всех вариантах лишайниковые кислоты образовывали комплексные соединения с катионами — компонентами этих пород. Но такая реакция могла произойти только в растворе. Этот и другие подобные ему опыты показали, что лишайниковые кислоты достаточно хорошо растворимы в воде, чтобы вымываться из слоевища растения и участвовать в геохимичес-

ких реакциях. Так, например, в результате полевых исследований, проведенных Т. Джексоном и его коллегами, было установлено, что лишайник стереокаулон вулканический вызывает значительное ускорение химического выветривания потоков базальтовой лавы на Гавайских островах. Оказалось также, что поверхность лавы на участках, где произрастали лишайники, по своему химическому составу отличалась от поверхности участков, не покрытых этими растениями. По-видимому, лишайники могут оказывать физическое и химическое воздействие даже на стекло: известны случаи повреждения лишайниками старинных церковных витражей. А в Гренландии лишайники были найдены на внеземном субстрате: они заселили обломки метеоритов.

В некоторых местах удалось оценить масштабы выветривания, вызванного лишайниками. Например, на прибрежных террасах Мертвого моря, возникших 12—18 тысяч лет назад, под воздействием лишайников разрушению подверглось 10—16% поверхности береговой гальки: образовывались ямочки, происходило расслоение и измельчение породы. На террасах возрастом 30—40 тысяч лет лишайники изменили поверхность гальки примерно на 40%, а на самых старых террасах, появившихся 50 тысяч лет тому назад, в результате воздействия этих растений более 50% поверхности гальки было выветрено.

Таким образом, наши маленькие знакомцы активно участвуют в процессах почвообразования, не только разрушая самые крепкие скалы, но и образуя сложные комплексные соединения лишайниковых кислот с катионами минеральных веществ. Поэтому можно согласиться с известным ботаником У. Линдсеем, который еще в 1856 году с таким уважением к лишайникам писал, что эти растения «скромны и незначительны, хотя, по-видимому, бесконечно важны — как служанки Природы; они меняют облик земного шара, размягчают остроконечные горные утесы, покрывают плодородной почвой и голую поверхность вулканической лавы, и коралловые островки; на земле они — основа почвы, а следовательно — и растительности» [41].

Однако отметив важное значение лишайников в выветривании горных пород, необходимо сказать и о том, что они отрицательно воздействуют на памятники архитектуры, способствуя их постепенному разрушению. Например, в Национальном музее в центре Рима в последние годы стали быстро разрушаться памятники архитектуры, благополучно пережившие многие века. Оказалось, что загрязненность городского воздуха стимулировала появление выносливых видов лишайников, которые ведут себя по отношению к разным субстратам очень агрессивно. Так, леканора настенная и некоторые другие лишайники поселились на терракотовых сосудах пифосах*. По мере развития слоевища этих растений деформируются и пузырятся, а в образовавшихся полостях возникает особый микроклимат, способствующий разрушению субстрата. Вот почему лишайниковая мозаика на поверхности древних памятников так тревожит хранителей старины и реставраторов.

Лишайники среди своих соседей

Лишайникам с их замедленным ростом, казалось бы, трудно конкурировать с сосудистыми растениями, отвоевывая место под солнцем в лесу, на лугу, на болоте. Однако замечено, что лишайники смело пробивают себе дорогу. Так, если в сосновом лесу почва покрыта кладиной звездчатой, то развитие молодых сосенок сильно заторможено. Вместе с тем на трех-четырехлетние и совсем взрослые сосны неповрежденный лишайниковый ковер воздействует очень благотворно, поскольку способствует поддержанию постоянных температуры и влажности почвы и стимулирует своевременное разложение хвои и сучьев, а также образование перегноя.

На торфяниках лишайники тормозят рост кустарничков. Иногда участки почвы между подушками лишайников и сосудистыми растениями полностью лишены растительности. Орудием «агрессии» лишайников являются, скорее всего, лишайниковые кислоты, которые могут воздействовать на растения не только непосредственно, но и на расстоянии, через почву. Способность почвы поглощать и удерживать лишайниковые кислоты была продемонстрирована Е. А. Вайнштейн и А. П. Равинской в специально поставленных модельных опытах. Мы уже упоминали, что эти вещества, хоть и слабо, но все-таки вымываются из лишайников и могут воздействовать на

* Пифос — большой остродонный глиняный сосуд яйцевидной формы, применявшийся в Древней Греции для хранения зерна, воды, вина и др.

соседние грибы, микроорганизмы или высшие растения. В том, что такое влияние действительно существует, убеждают лабораторные опыты, при проведении которых различные организмы обрабатывают чистыми кислотами или вытяжками из лишайников. Например, подобная работа Е. А. Вайнштейн и Т. Ю. Толпышевой показала, что вытяжки из цетрарии исландской, кладины мягкой и кладины оленьей тормозят прорастание семян травянистых и древесных растений, особенно на первых его этапах. Известно, что лишайниковые кислоты задерживают прорастание спор мхов. В природных условиях при межвидовой конкуренции задержка в росте может оказаться для многих растений роковой: если не успеешь вовремя достигнуть нужных размеров, будешь подавлен соседями.

Справедливости ради нужно сказать, что лишайниковые кислоты не только угнетают, но и стимулируют рост некоторых организмов. Так, в тех местах, где произрастают лишайники, прекрасно чувствуют себя многие почвенные микроскопические грибы и бактерии.

Многие лишайниковые кислоты имеют горький вкус Наверное, поэтому животные почти не едят лишайники. за исключением ягеля, который очень любят северные олени.

Хранители гербариев знают, что коллекции лишайников не требуют обработки инсектицидами из-за того, что они почти не повреждаются бактериями и насекомыми. Это, видимо, также заслуга лишайниковых кислот, часть из которых обладает антибиотическими свойствами.

Использование человеком

Поскольку лишайники — невкусные, а порой и горькие растения, человек их, как правило, в пищу не употребляет. Тем не менее они настолько богаты углеводами, что в тяжелые голодные годы при выпечке хлеба люди часто добавляли измельченные лишайники в муку. Для удаления горечи их предварительно обдавали кипятком.

Первенство среди лишайников по хозяйственной ценности держит, естественно, ягель — тундровые кладонии, главная пища северных оленей. В южных степях овцы нередко поедают кочующие съедобные лишайники, несмотря на их жесткие слоевища.

Еще в древние времена лишайники слыли чудодейственными целебными растениями. Теперь многие из старинных рецептов кажутся нам странными. Например, лобарией легочницей лечили заболевания легких только потому, что ее ячеистое слоевище напоминает легочную ткань. Пармелию бороздчатую старательно разыскивали как средство от головных болей. Широко использовали рецепт от бешенства: пол-унции растертой пельтигеры смешать с черным перцем, настоять на теплом молоке и пить в течение четырех дней. Поскольку бешенство, как правило, передается от собак, то знаменитый естествоиспытатель К. Линней, создавший систему растительного и животного мира, в 1753 году окрестил эту пельтигеру собачьей. Правда, есть и другая версия появления такого названия. Древние называли собачьими те растения, которых было повсюду так много, «как собак нерезаных» (по русской пословице).

В народной медицине лишайники используются до сих пор. Например, индейцы и китайцы употребляют многие виды этих растений как отхаркивающее средство, пельтигера собачья используется в Индии от болезней печени, в северных странах пьют отвар из цетрарии исландской при воспалении дыхательных путей.

В середине нашего века целебные свойства лишайников начали справедливо связывать с лишайниковыми кислотами. Попытка отыскать среди этих веществ антибиотики увенчалась определенным успехом. Самой многообещающей оказалась очень распространенная во многих видах лишайников усниновая кислота — антибиотик широкого спектра действия. Сейчас в ряде стран это вещество положено в основу некоторых лекарственных препаратов. Один из таких препаратов, натрия уснинат (натриевая соль усниновой кислоты), был разработан в нашей стране, в Ботаническом институте имени В. Л. Комарова АН СССР и в честь этого института назван бинаном. Купите в аптеке спиртовой раствор этого препарата. Как только у вас заболит горло, растворите несколько капель лекарства в воде. Пополоскав горло этим раствором, вы предотвратите ангину. Бинан на пихтовом бальзаме прекрасно заживляет ожоги.

Лишайниковые кислоты, полученные из разных видов пармелий, эверний и рамалин, обладают интересной способностью фиксировать запахи, поэтому эти растения используют в парфюмерной промышленности. Спиртовой

экстракт из лишайников, так называемый резиноид, добавляют в духи, одеколоны и мыла.

Вот далеко неполная характеристика уникальных лишайниковых веществ и той роли, которую они играют в жизни симбиоза, во взаимоотношениях лишайников с другими организмами и почвой, а также в деятельности человека. Вполне понятно, что вследствие химической неоднородности разные группы этих соединений имеют^совершенно различные свойства и различный спектр действия как в природе, так и в хозяйственной деятельности.

ГЛАВА V. ВЕРНЫЕ ПОМОЩНИКИ

Теперь, после знакомства с особенностями строения лишайников и образом их жизни, нам станет понятнее, почему эти организмы так успешно используются в экологическом мониторинге.

В задачи мониторинга входит наблюдение, оценка и прогноз изменений растительного и животного мира в районах загрязнения и в фоновых районах, вдали от его источников. Создается всемирная сеть станций фонового мониторинга. Здесь наблюдают как за наземными сообществами (лесами, степями, пустынями, высокогорьями), так и за водными (морями и пресными водоемами). Наземные станции фонового экологического мониторинга базируются чаще всего на биосферных заповедниках.

Мониторинг должен проводиться на всех уровнях: локальном (в конкретной ограниченной местности), региональном (в обширном регионе) и, наконец, глобальном (на всем земном шаре). Проще всего судить о качестве природной среды на локальном уровне. Во многих странах, в том числе и в СССР, разработана система предельно допустимых концентраций химических веществ. Предельно допустимые концентрации важнейших загрязняющих веществ в нашей стране устанавливаются в законодательном порядке, в соответствии с государственными стандартами.

Надежность системы мониторинга на локальном уровне должна быть очень высокой: ведь повышение загрязнения будет отражаться на здоровье человека!

Гораздо сложнее наладить мониторинг в большом регионе или в глобальном масштабе. Но эти задачи сейчас решаются. Один из специфических методов мониторинга — биоиндикация, определение степени загрязнения геофизических сред с помощью живых организмов, биоиндикаторов.

Растения-индикаторы не должны быть слишком чувствительными и слишком устойчивыми к загрязнению. Необходимо, чтобы у них был достаточно продолжительный жизненный цикл. Важно, чтобы такие растения были широко распространены по земному шару, причем каждый вид должен быть приурочен к определенному местообитанию. Мы уже знаем, что лишайники вполне отвечают всем этим требованиям. Они реагируют на загрязнение несколько иначе, чем высшие растения. Например, при кратковременных воздействиях высоких концентраций сернистого газа, когда у высших растений появляются признаки страданий, лишайник гипогимния вздутая никак внешне не меняется. Вместе с тем долговременное воздействие низких концентраций поллютанта вызывает у лишайников такие повреждения, которые не исчезают вплоть до гибели их слоевищ. Это, видимо, связано с тем, что лишайники возобновляют свои клетки очень медленно, в то время как у высших растений поврежденные ткани заменяются новыми довольно быстро.

Биоиндикация имеет ряд преимуществ перед инструментальными методами. Она отличается высокой эффективностью, не требует больших затрат и дает возможность характеризовать состояние среды за длительный промежуток времени.

Указатели приближающейся беды

Один из ведущих советских лихенологов, Х. Трасс, разделил методы лихеноиндикации (т. е. индикации с помощью лишайников) на три группы. На первое место он поставил методы, позволяющие изучать изменения, которые происходят в строении и жизненных функциях лишайников под влиянием загрязнения. Методы второй группы основаны на описании видов лишайников, обитающих в районах с разной степенью загрязнения атмосферы. Третья группа включает методы изучения целых лишайниковых сообществ в загрязненных районах и составление специальных карт.

При использовании методов первой группы можно выбрать показательный вид лишайника, достаточно легко отзывающийся на ухудшение атмосферы. Отличный пример такого индикаторного вида — гипогимния вздутая, и многие лихенологи используют это растение при проведении

своих исследований. Так, изучая распространение выбросов сталелитейных заводов в Северной Финляндии, ученые собрали со стволов деревьев гипогимнию вздутую, произраставшую на разных расстояниях от заводов. По мере приближения к источнику выбросов сильно изменялись такие показатели состояния растения, как кислотность клеточного сока, электропроводность, содержание хлорофилла, серы и железа в слоевище и степень поаренденности фотобионта. Кстати, за состоянием водоросли в лишайнике легко наблюдать, пользуясь флуоресцентным микроскопом. Здоровые клетки в синем или ультрафиолетовом свете имеют характерное красное свечение. По мере разрушения клеток цвет становится сначала коричневым, затем оранжевым и наконец белым.

Чтобы узнать, насколько быстро изменится лишайник под влиянием загрязнения, пользуются методом трансплантации, т. е. пересадки растения в загрязненные районы. Впервые трансплантацию лишайников осуществил немецкий ученый Ф. Арнольд в 1892 году. Он перенес несколько напочвенных видов этих растений из сельской местности в город Мюнхен. Очень скоро все «переселенцы» погибли. В 1959 году из Хибин в Ботанический сад Тартуского университета привезли пять арктоальпийских лишайников. Уже в первые месяцы пребывания на новом месте растения побледнели, их апотеции утратили свой нарядный вид, рост прекратился. Через год все лишайники погибли. Дольше других продержалась нефрома арктическая.

Существует несколько способов трансплантации. Напочвенные лишайники переносят вместе с почвой, вырезая участки размером 20Х20 или 50Х50 см. Кустистые виды можно переносить в специальных пластмассовых горшочках или подвешивать в сеточках. Эпифитные виды переносят вместе с ветками или кусочками коры, на которых они росли. Для высекания дисков из коры пользуются особыми бурами диаметром 4—6 см. В загрязненном районе кору и ветки с эпифитами прибивают на деревья тех же пород, что и деревья, с которых они были взяты, или на специальные доски и столбы. Через несколько недель или месяцев лишайники исследуют и определяют степень их страданий. Пересадка дает сведения об индивидуальной устойчивости видов. Она удобна еще и тем, что до некоторой степени позволяет изучить воздействие каждого загрязняющего вещества по отдельности. Так,

например, когда в Норвегии образцы гипогимнии вздутой пересадили из фонового района в район индустриального комплекса, то установили, что в них сразу же сильно возросло содержание ртути. В то же время мышьяк и селен в слоевищах растений не обнаружили. Был сделан вывод, что первый элемент выбрасывается в атмосферу, а два другие — нет.

Вместе с тем действие каждого поллютанта по отдельности в природных условиях изучить невозможно. С этой целью ставят специальные лабораторные опыты, при проведении которых лишайник подвергают воздействию какого-то одного загрязняющего вещества в разных концентрациях и с разным временем экспонирования, причем другие условия (например, влажность, температура и освещенность) остаются неизменными.

Уже говорилось, что лишайники могут накапливать в своем теле самые разнообразные химические элементы. Подсчитано, что эти растения используются для наблюдения за распространением в атмосфере более тридцати элементов: лития, натрия, калия, магния, кальция, стронция, алюминия, титана, ванадия, хрома, марганца, железа, никеля, меди, цинка, галлия, кадмия, свинца, ртути, иттрия, урана, фтора, иода, серы, мышьяка, селена и др.

Листоватые или накипные виды лишайников собирают на разных расстояниях от источников загрязнения: плавилен, электростанций, химических заводов и т. д. Образцы очищают и анализируют с помощью методов атомно-абсорбционной, рентгеновской и флуоресцентной спектрометрии. Как правило, в непосредственной близости от источника загрязнения содержание элементов в слоевищах лишайников очень высокое, затем оно быстро падает, а по мере дальнейшего удаления снижается все медленнее. Равновесие между содержанием элементов в лишайнике и в окружающей среде достигается примерно за 15 месяцев.

Насколько пустынны «лишайниковые пустыни»?

По отношению к загрязнению воздуха виды лишайников можно разделить на три категории:

1) самые чувствительные, исчезающие при первых симптомах загрязнения;

2) среднечувствительные, приходящие на смену погибшим чувствительным видам, с которыми они не могли конкурировать, пока воздух был совсем чистым;

3) самые выносливые, толерантные к загрязнению.

Приведем такой пример. В Великобритании, в Южном Уэльсе, вблизи центра сталелитейной промышленности расположена небольшая «лишайниковая пустыня». В непосредственной близости от нее растут среднечувствительные виды: пармелия бороздчатая, пармелия скальная, кладония порошистая и кладония бахромчатая. Сравнительно чистый район, находящийся еще дальше от промышленного центра, населяют самые чувствительные к загрязнению лишайники: уснея хохлатая, уснея пышная, цетрария сизая и кладония неприглаженная.

Интересные результаты получены советским лихенологом В. В. Горшковым на Кольском полуострове. Изучая воздействие сернистого газа и полиметаллической пыли на лишайники, он проанализировал состояние лихенофлоры сосновых лесов на разных расстояниях от комбината «Североникель». Для этого на стволах деревьев отмечали участки площадью 100 $см^2$, на которых подсчитывали количество эпифитных лишайников и определяли их видовой состав. В фоновом районе, на расстоянии 60 км от комбината, было обнаружено 70 видов лишайников. Среднее суммарное покрытие стволов деревьев этими растениями составляло 11,2%, а количество пустых, не занятых ими площадок — 13% общего числа исследованных. В 30 км от комбината среднее суммарное покрытие уменьшилось в пять раз, а количество площадок без лишайников увеличилось в четыре раза. Здесь оказалось всего 22 вида лишайников. В 15 км от источника загрязнения среднее суммарное покрытие составляло всего 0,01% значения, характерного для незагрязненного района, и 90% всех исследованных площадок оказалось не занято лишайниками. Наконец, в восьми километрах от комбината располагалась полная «лишайниковая пустыня».

Из рис. 13 видно, как по мере приближения к центру Ньюкасла (Великобритания) уменьшается количество видов лишайников на стенах и крышах домов, а также на деревьях. Уменьшается, конечно, и биомасса каждого вида. Такая картина характерна для большого города.

Иногда устойчивость лишайников к загрязнению обусловлена внешними условиями. Оказывается, что хорошо смачиваемое слоевище страдает от загрязнения

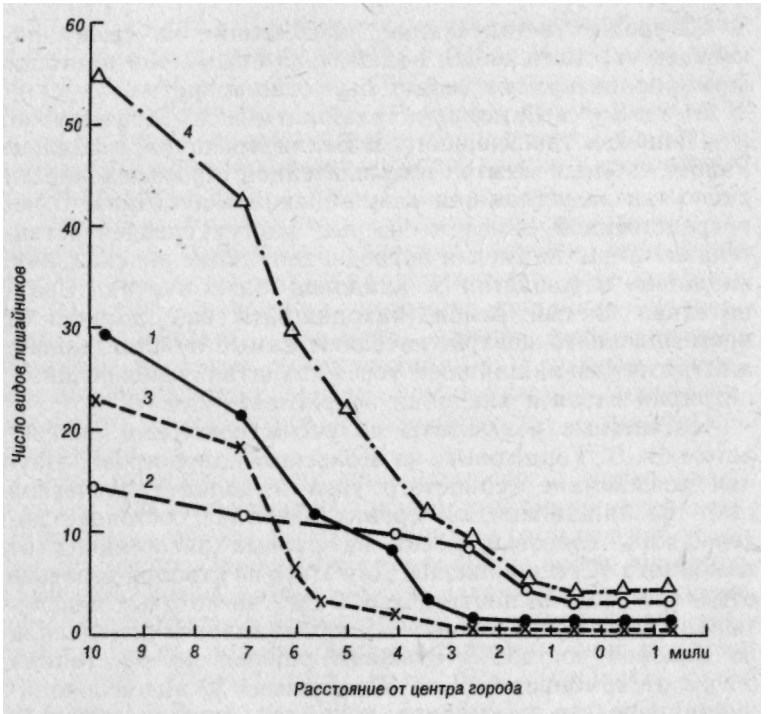


Рис. 13. Убывание числа лишайников по мере приближения к центру города Ньюкасла (Англия) на верхних частях стен из песчаника (/), на крышах с асбестовым покрытием (2) и на коре ясеня *(3),* а также общее число видов *(4).*

больше, чем плохо смачиваемое. Если субстрат, на котором растет лишайник, имеет щелочную реакцию, то переносить загрязнение ему бывает легче. Но иногда объяснение причины устойчивости лишайника к загрязнению надо искать внутри самого лишайника. Важную роль играет плотность корового слоя в талломе, проницаемость клеток, присутствие некоторых лишайниковых веществ, нейтрализующих кислотные выпадения.

На основе индивидуальных особенностей лишайников были разработаны шкалы, которые позволяют установить уровень загрязнения конкретного района по наличию или отсутствию в нем определенных видов этих растений. Примером может служить шкала полеотолерантности эпифитов, т. е. устойчивости к городским условиям.

9ту шкалу составил Х. Трасс для Эстонии. Шкала включает десять классов. В 1-й, 2-й и 3-й классы входят лишайники, встречающиеся только в природных ландшафтах (в лесах, болотах, вдали от населенных пунктов) и в слабо окультуренной местности (в лесных массивах рядом с населенными пунктами, лугах). В 4-й, 5-й и 6-й классы попадают лишайники, более или менее часто встречающиеся в умеренно окультуренном ландшафте (в поселках, малых городах, парках в окрестностях больших городов и на кладбищах). Наконец, классы 7, 8, 9 и 10 объединяют те виды лишайников, которые распространены в сильно окультуренных районах (в средних и больших городах).

Иногда лишайникам помогают выжить самые неожиданные счастливые обстоятельства. Так, лучше выживают те особи, в распоряжении которых больше питательных веществ. Замечено скопление лишайников на краях городских крыш, где много птичьего помета, а также на гниющих сучьях старых деревьев. Важным является и преобладающее в данной местности направление ветров, несущих губительные газы и пыль.

Известно, что промышленные предприятия производят выбросы периодически. В тех случаях, когда атмосфера вокруг какого-то комбината начинает очищаться, лишайники довольно скоро «оповещают» об этом. Например, после очистки воздуха возле одной из тепловых электростанций в США уже через четыре года на деревьях вновь появилась исчезнувшая было пармелия козлиная, а через восемь лет количество этого растения приблизилось к нормальному. Борьба за чистый воздух в городах также может отразиться на состоянии городской лихенофлоры. Так, в 1987 году в одном из научных журналов появилось сообщение, что в старой части Мюнхена, где прежде была «лишайниковая пустыня», после улучшения экологической обстановки вновь стали селиться лишайники.

Составление карт

Лихенологические карты позволяют наблюдать за изменениями, которые происходят в состоянии воздуха в течение 20—50 лет. Эти методы требуют не очень значительных затрат и с успехом могут дополнить, а иногда и заменить более точные физико-химические методы исследования воздуха, для использования которых необходима дорогостоящая аппаратура. Правда, для со-

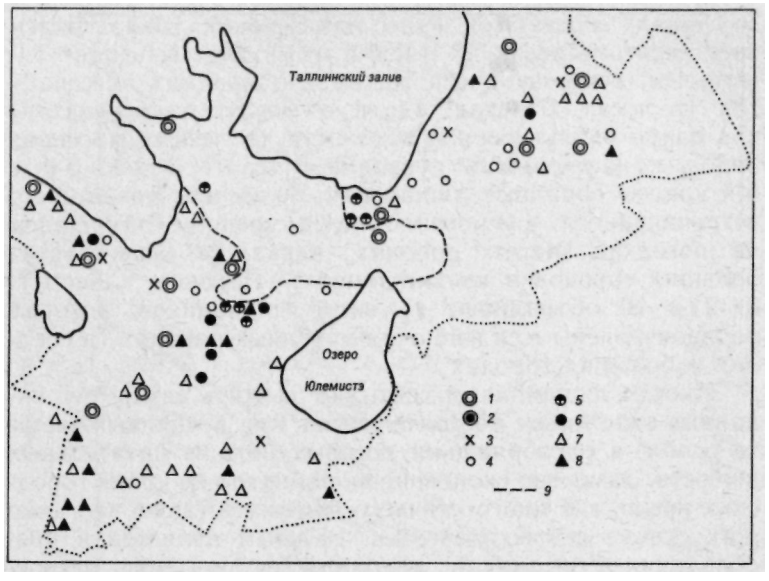


Рис. 14. Распространение пармелии бороздчатой в городе Таллинне на различных породах деревьев.

/ — яблоня, слива; *2* — тополь; *3* — дуб; *4* — клен, каштан, вяз ; *5* — ива; *6* — ольха; *7* — сосна; *8* — береза; *9* — граница «лишайниковой пустыни».

ставления карт нужно достаточно полно изучить лихенофлору в исследуемом районе. Предположим, нужно составить описание эпифитных лишайников в каком-то парке. Для этого, двигаясь по аллее, описывают те лишайники, которые растут по обеим ее сторонам на пробных площадках, на каждом пятом (либо третьем или десятом) дереве. Пробная площадка ограничивается на стволе деревянной рамкой, например размером 10Х Ю см, которая разделена внутри тонкими проволочками на квадратики по 1 $см^2$. Отмечают, какие виды лишайников встретились на площадке, какой процент общей площади рамки занимает каждый растущий там вид. Кроме того, указывают жизнеспособность каждого образца: есть ли у него плодовые тела, здоровое или чахлое слоевище. На каждом дереве описывают минимум четыре пробные площадки: две у основания ствола (с разных его сторон) и две на высоте 1—1,5 м. В целом по аллее получается внушительное число описаний, а по всему парку — и того больше.

Одни карты отражают присутствие какого-то одного

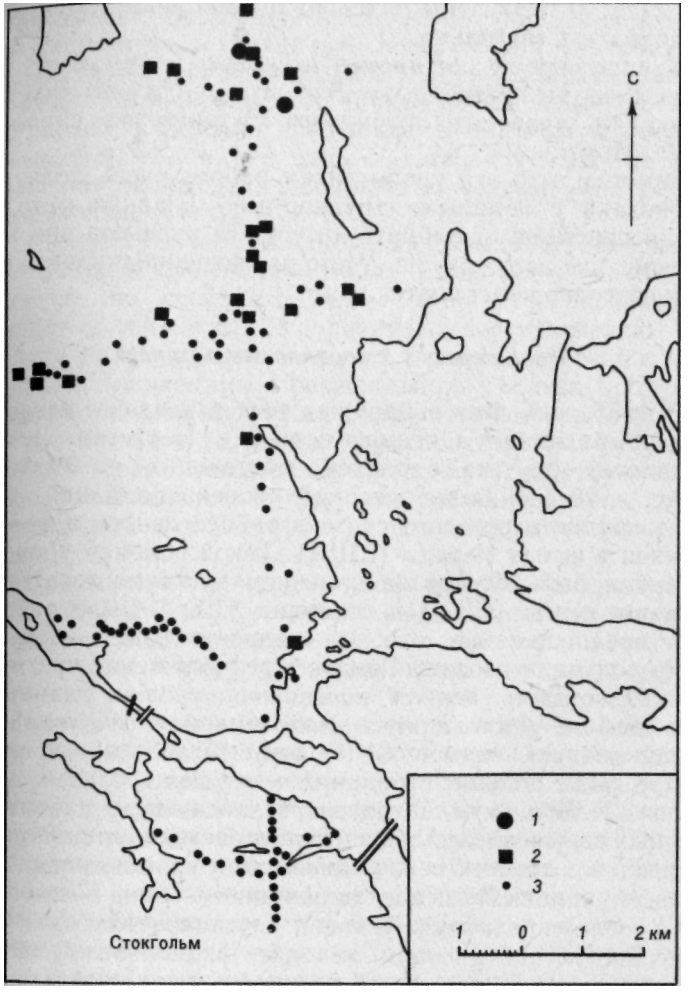


Рис. 15. Встречаемость видов рода уснея на хвойных деревьях севернее города Стокгольма: */* — часто; *2* — редко. *3* — не обнаружено.

вида лишайников на данной территории, другие дают Дополнительную информацию об его обилии в разных точках, на третьих обозначено количество видов лишайников, произрастающих в районе исследования. Наибольшую ценность имеют те карты, которые сочетают показатели распространения видов и показатели загрязнения воздуха на данной территории. Для примера на

рис. 14 и 15 приведены лихеноиндикационные карты для Таллинна и Стокгольма.

В наше время составлено несколько сотен карт, их хватило бы на целый атлас. Большую работу по лихеноиндикации проводят лихенологи Эстонии во главе с Ю. Л. Мартином.

Заметим, что эта кропотливая работа очень полезна, но связана с немалыми трудностями. Главная методическая проблема — выбрать интервалы индексов при выделении зон загрязнения. Методы лихеноиндикации постоянно совершенствуются.

Отношение к смертоносным лучам

В 1958 году был обнаружен необыкновенно высокий уровень радиации в тканях оленей в Норвегии. Затем оказалось, что ткани оленей, обитающих на Аляске, имеют в 20 раз более высокий уровень радиации, чем ткани крупного рогатого скота в районе центра ядерных взрывов в штате Невада (США). Такой высокий уровень радиации был обусловлен наличием в тканях животных изотопов цезия (^{137}Cs) и стронция (^{90}Sr). Было высказано предположение, что эти радиоактивные элементы олени получали из лишайников. Предположение подтвердилось, когда в период повышения уровня радиации в атмосфере Финляндии в молоке коров, получавших лишайниковую кормовую добавку, оказалось в три-четыре раза больше стронция, чем у контрольных животных. В 60-е годы, когда сократилось число наземных ядерных взрывов на планете, уровень цезия в лишайниках понизился. Соответственно понизился и уровень радиации во всей пищевой цепи: лишайники—>-олень--человек. Зато после гибели над Канадой спутника «Космос-945», работавшего на ядерном топливе, радиоизотопы были найдены в лишайниках в зоне площадью более 124 000 км^2.

Накопление радиоактивных элементов, или радионуклидов, лишайниками изучает в нашей стране М. Г. Нифонтова и ее коллеги. Эти исследователи установили, что лишайники накапливают примерно на порядок величины больше радионуклидов, чем травянистые растения.

По степени накопления лишайниками радионуклиды располагаются в убывающем порядке следующим образом:

$$^{137}Cs > ^{90}Sr > ^{55}Fe > ^{60}Co > ^{144}Ce.$$

Кустистые лишайники накапливают больше изотопов, чем листоватые и накипные, поэтому для контроля за радиоактивностью в атмосфере лучше выбирать именно эти виды. Напочвенные лишайники накапливают в основном цезий и кобальт, а эпифиты — преимущественно стронций и железо. Те виды лишайников, которые произрастают на камнях, накапливают совсем мало радиоактивных элементов.

О физиологических изменениях, вызываемых радионуклидами в слоевищах лишайников, почти ничего не известно, но ясно, что этим организмам свойственна высокая устойчивость к ионизирующему излучению. Поскольку вымывание изотопов из талломов в связи с длительными периодами обезвоживания сильно заторможено, лишайники долго удерживают эти изотопы и служат препятствием для дальнейшего распространения губительной радиации. Вместе с тем, благодаря свойству лишайников накапливать изотопы, эти растения используются в качестве биоиндикаторов радиоактивного загрязнения среды.

Итак, лихеноиндикация — один из важнейших и полезнейших методов экологического мониторинга. Однако этот метод не всегда применим. Дело в том, что лишайники, как и любые живые организмы, откликаются на всякое изменение окружающей среды. Поэтому в природе часто невозможно установить конкретную причину тех или иных повреждений лишайников. Простое воздействие температуры или влажности может перекрывать влияние загрязнения, особенно если концентрация поллютанта невелика. Вот пример. Знакомый нам полеотолерантный лишайник леканора конизоидная в Центральной Европе при такой высокой концентрации двуокиси серы, как 130 мкг/м^3, покрывает стволы деревьев на 80—90%, иными словами, чувствует себя хорошо, а на севере Ирландии полностью исчезает при более низкой концентрации того же газа, составляющей всего 85 мкг/м^3.

Для определения точности биоиндикационного метода и сравнения его с инструментальными методами необходимо детальное исследование воздействия факторов среды на растения-индикаторы. В нашей стране над проблемой оптимизации методов экологического мониторинга трудится коллектив ученых Лаборатории мониторинга природной среды и климата Госкомгидромета и АН СССР. В частности, работы по лихеноиндикации выполняются под руководством Г. Э. Инсарова.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последнее время охране лишайников уделяется большое внимание. Несколько редких видов этих растений включено в Красную книгу СССР. Но включение вида в Красную книгу само по себе не обеспечивает его охрану, а только показывает, что данный вид находится под угрозой исчезновения. В действительности же охрана редких видов осуществляется в заповедниках и заказниках. В 1987 году на острове Вормси в Эстонии создан первый в стране лихенологический заказник «Румпо». Организация таких уголков природы, где растения, и в частности лишайники, могут существовать в полной безопасности, продолжается.

Вы снова идете по лесу. Посмотрите вокруг внимательно. Теперь у вас здесь много новых знакомцев. Берегите их! Не сдирайте с коры деревьев, не топчите, не ворошите палкой. Ведь лишайники создают неповторимый ландшафт наших лесов, тундр, горных районов. Вспомните, как медленно они растут, какие героические усилия прикладывают, чтобы выжить. Вспомните, какую помощь они оказывают ученым.

Если, прочитав эту книгу, вы станете относиться к лишайникам с уважением, которого они несомненно заслуживают, автор будет считать свою задачу выполненной.

УКАЗАТЕЛЬ БОТАНИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ

/. Лишайники

Акароспора изумрудная — *Acorospora smaragdula* (Wahlenb.) Massal.
Анаптихия реснитчатая — *Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.
Аспицилия блуждающая — *Aspicilia vagans* Oxn.
Аспицилия съедобная — *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag.
Бацидия краевая — *Bacidia marginalis* (Vain.) R. Sant.
Беомицес рыжий — *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebent.
Веррукария масляно-черная — *Verrucaria elaeomelaena* (Massal.) Arnold
Гипогимния вздутая— *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.
Графис написанный— *Graphis scripta* (L.) Ach.
Диплосхистес неровный — *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm.
Калоплака цельноплодная — *Caloplaca holocarpa* (Hofftn.) Wade
Кладина звездчатая — *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo
Кладина лесная — *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb.
Кладина мягкая — *Cladina mitis* (Sandst.) Hale et W. Culb.
Кладина оленья — *Cladina rangiferina* (L.) Nyl.
Кладония бахромчатая — *Cladonia fimbriata* (L.) Fr.
Кладония бесформенная — *Cladonia deformis* (L.) Hoffm.
Кладония вильчатая — *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad.
Кладония гребешковая — *Cladonia cristatella* Tuck.
Кладония крыночковидная — *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.

Кладония мутовчатая — *Cladonia verticillata* (Hoffm.) Schraer.
Кладония неприглаженная — *Cladonia impexa=Cladina portentosa* (Duf.) Zahlbr.
Кладония порошистая — *Cladonia coniocraea* (Flk.) Spreng.
Кладония шиловидная — *Cladonia subulata* (L.) Wigg.= = *C. cornutoradiata*
Коллема цепкая — *Collema tenax* (Sw.) Ach.
Ксантория настенная — *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr-.
Ласалия (умбиликария) пупырчатая — *Lasallia (Umbiticaria) pustulata* (L.) Hoffm.
Леканора конизоидная — *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Cromb.
Леканора настенная — *Lecanora muralis* Rabenh.
Леканора Хагена — *Lecanora hageni* Ach.
Летария лисья — *Letharia vulpina* (L.) Hue
Лецидея млечная — *Lecidea lactea* Florke ex Schaer.
Лобария легочница — *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm.
Нефрома арктическая — *Nephroma arcticum* (L.) Torss.
Пармелия бороздчатая — *Parmelia sulcata* Tayl.
Пармелия козлиная — *Parmelia caperata* (L.) Ach.
Пармелия ярко-зеленеющая — *Parmelia glabratula*= = *P. laetevirens* (Flot.) F. Rosend.
Пармелия скальная — *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.
Пармелия усыпанная — *Parmelia conspersa* (Ehrh.) Ach.
Пельтигера двупалая — *Peltigera didactyla* (With.) Ьаш^оп=Я. *spuria* (Ach) DC.
Пельтигера многопалая — *Peltigera polydactyla* (Neck.) Hoffm.
Пельтигера окаймленная — *Peltigera praetextata* (Flk.) Nyl.
Пельтигера пупырчатая — *Peltigera aphthosa* (L.) Willd.
Пельтигера рыжеватая — *Peltigera rufescens* (Weis.) Humb.
Пельтигера собачья — *Peltigera canina* (L.) Willd.
Платизматия сизая — *Platismatia glauca* (L.) C. Culb. et W. Culb.
Псеудопармелия балтиморская — *Pseudoparmelia baltimorensis* (Gyel. et. For.) Hale
Псеудэверния шелушистая — *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf.
Рамалина тощеобразная — *Ramalina maciformis* Del. Bory.

Ризокарпон географический — *Rhizocarpon geographicutn (I.)* DC.
ринодина горная — *Rinodina oreina* (Ach.) Mass.= ^*Dimelaena oreina* (Ach.) Norman
Солорина мешочковидная — *Solorina saccata* (L.) Ach.
Стереокаулон везувнанский — *Stereocaulon vesuvianum* Pers.
Стереокаулон вулканический — *Stereocaulon vulcani* (Bory) Ach.
Стереокаулон голый — *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm.
Стереокаулон шляпочный — *Stereocaulon pileatum* Ach.
Умбиликария цилиндрическая — *Umbilicaria cylindrica* (L.) Del.
Уснея длиннейшая — *Usnea longissima* Ach.
Уснея пышная — *Usnea florida* (L.) Wigg.
Уснея хохлатая — *Usnea comosa* (Ach.) Rohl.
Уснея щетинистая — *Usnea strigosa* (Ach.) A. Eat.
Цетрария исландская — *Cetraria islandica* (L.) Ach.
Цетрария сизая— *Cetraria glauca* (L.) Ach.
Эверния сливовая — *Evernia prunastri* (L.) Ach.
Эдвардиелла удивительная — *Edwardiella mirabilis* Henssen

//. Водоросли

Глеокапса — *Gloeocapsa* Kiitz.
Коккомикса — *Coccomixa* Schmidle
Мирмеция — *Myrmecia* Printz
Носток — *Nostoc* Vaucher
Плеурококк — *Pleurococcus* Menegh.
Требуксия замечательная — *Trebouxia erici* Ahm.
Требуксия итальянская — *Trebouxia italiana* Archib.
Трентеполия — *Trentepohlia* Martins
Сцитонема — *Scytonema* Ag.
Фридманния израильская — *Friedmannia israilensis* Chant, et Bold

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. 1. Дыхание //Бот. журн.— 1972.— Т. 57, № 7.— С. 832—840.
2. Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. II. Фотосинтез.//Бот. журн.— 197.1— 1. *об, м* Х— С 454—464.
3. Вайнштейн Е. А. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание //Бот. журн.— 1982.— Т. 67, № 5.— С. 561—571.
4. Влияние фонового загрязнения природной среды на биоту: проблемы оценки и прогнозы /Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов //Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л., 1982.— Т. 5.— С. 6—18.
5. Голубкова Н. С, Малышева Н. В. Влияние роста города на лишайники и лихеноиндикация атмосферных загрязнений г. Казани// Бот. журн.— 1978.— Т. 63, № 8.— С. 1145—1154.
6. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды.— М.: Мир, 1979.— 200 с.
7. Данилов А. Н. Симбиоз как фактор эволюции //Изв. Гл. бот. сада.— 1921.—Т. 20, вып. 2,—С. 1 — 15.
8. Еленкин А. А. Симбиоз как идея подвижного равновесия сожительствующих организмов //Изв. Импер. С.-Пб бот. сада. —1905.— Т. 6, № 1.—С. 1—21.
9. Еленкин А. А. Понятия «лишайник» и «лишайниковый симбиоз»// Новости систематики низших растений.— 1975.— Т. 12.— С. 3—81.
10. Инсарова И. Д. Влияние сернистого газа на лишайники// Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л., 1982.— Т. 5.— С. 33—48.
11. Инсарова И. Д. Влияние тяжелых металлов на лишайники// Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л., 1983.—Т. 6.— С. 101 — 113.
12. Мартин Ю. Л. Лихеноиндикационное картирование загрязнения атмосферного воздуха //Междунар. школа по лихеноиндикации.— Таллинн, 1984.—С'15—34.
13. Мартин Ю. Л. Динамика лишайниковых синузий и их биогеохимическая роль в экстремальных условиях среды //Автореф. дис. ...д-ра биол. наук.— Свердловск: Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1987.— 32 с.
14. Моисеева Е. Н. Биохимические свойства лишайников и их практическое значение.—М.; Л., Изд-во АН СССР, 1961.—81 с.
15. Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. О накоплении стронция-90 и цезия-137 лишайниками в природных условиях //Экология.— 1977.— № 3,— С. 93—96.

Нифонтова М. Г., Куликов Н. В. Некоторые вопросы эк-«ментальной радиоэкологии лишайников //Биогеохимнческие аспек-
СПе криптоиндикации.—Таллинн, 1982.—С. 45—46.
ты Q к снер А. Н. Определитель лишайников СССР, вып. 2. Морфогия систематика и географическое распространение.— Л.: Наука, 1974.- 284 с.
is равинская А. П. Лишайниковые кислоты и их биологическая поть //Новости систематики низших растений.— 1984.— Т. 21.— С 160-179.
to Тимирязев К. А. Солнце, жизнь и хлорофилл. III. Растениесфинкс //Избр. соч.— М.: Огиз/Сельхозгиз, 1948,— Т. 1.— С. 205—225.
20 Трасс Х. Х. Классы полеотолерантности лишайников и экологический мониторинг //Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем,—Л., 1985,—Т. 7.—С. 122—137.
21. Трасс Х. Х. Трансплантационные методы лихеноиндикации// Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— л!, 1985.-Т. 8.-С. 140-144.
22 Шапиро И. А. Азотный обмен у лишайников и его регуляция// Бот. журн.— 1986.— Т. 71, № 7.— С. 841—850.
23. Экологический мониторинг и регулирование состояния природной среды /Ю. А. Израэль, Л. М. Филиппова, Г. Э. Инсаров, Ф. Н. Семевский, С. М. Семенов //Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем.— Л., 1981.— Т. 4.— С. 6—19.
24 Ahmadjian V. Lichens //Symbiosis.— New York, Acad. Press, 1966,— P. 35—97.
25. Ahmadjian V., Jacobs J. B. Artificial reestablishment of lichens. III. Synthetic development of *Usnea strigosa*//J. Hattori Bot. Lab.— 1982.— N 52,— P. 393—399.
26. Ahmadjian V., HaIe M. E., eds. The lichens.— New York; London, Acad. Press. 1973.—697 p.
27. Ahmadjian V., Jacobs J. B. Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis and development //Algal symbiosis /L. J. Qoff, ed.— 1983.— P. 147—172.
28. Ahmadjian V., Jacobs J. B. Artificial reestablishment of lichens. IV. Comparison between natural and synthetic thaili of *Usnea strigosa* //Lichenologist,— 1985.— V. 17, N 2.—P. 149—165.
29. Ahmadjian V., Russel L. A., HiIdreth K. C Artificial reestablishment of lichens. I. Morphological interactions between the phycobionts of different lichens and the mycobionts *Cladonia cristatella* and *Lecanora chrysoleuca* //Mycologia.— 1980.— V. 72, N 1.— P. 73—89.
30. Beschel R. E. Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography (lichenometry)// Geology of the Arctic /Univ. Toronto Press.— 1961.—P. 1044—1062.
31. Brown D. H, Beckett R. P. Uptake and effect of cations on lichen metabolism //Lichenologist.—1984.—V. 16, N 2.— P. 173-188.
32. Culberson Ch. F. Chemical and botanical guide to lichen products.— Chapell Hill, Univ. North Carolina Press, 1969.— 628 p.
33. Culberson Ch. F., Ahmadjian V. Artificial reestablishment of lichens. II. Secondary products of resynthesized *Cladonia cristatella* and *Lecanora chrysoleuca* //Mycologia.— 1980.— V. 72, N 1.— P. 90—109.
34. Galun M., Garty J., Ronen R. Lichens as bioindicators of air pollution //Webbia.— 1984.—V. 38.—P. 371—383.

35. Hale M. Jr. E. The biology of the lichens.— London, Edward Arnold, 1974.— 181 p.
36. Honegger R. Ultrastructural studies in HcheMS. I. Haustorial types aMd their frequencies in a range of lichens with trebou.xioid photobionts //New Phytol.— 1986.— V. 103, N 4.— P. 785—795.
37. Jahms H. M, Herold K., Be Ittam H. A. ChroMological sequence, synchronizatioM and induction of the development of fruit bodies in *Cladonia furcata* var. *furcata* (Huds.) Schrad. //Nowa Hedwigia.— 1978.— Bd 30,— S. 469—526.
38. Kimraide W. T. B., Ahmadjiam V. The effects of usnic acid om the physiology of two cultured species of the lichen alga *Trebouxia* Puym. //Lichenologist.— 1970,— V. 4, N 3,— P. 234—247.
39. Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H„ eds. Encyclopedia of • plant physiology. New series, v. 12C. Physiological plant ecology. III. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag, 1983.— P. 362—401, 423—467.
40. Lawrey J. D. Biological role of lichen substances //Bryologist.— 1986.—V. 89, N 2.— P. 111—122.
41. Richardson D. H. S., Phil D., Nieboer E. Lichens and pollution monitoring //Endeavour.— 1981.— V. 5, N 3.— P. 127—133.
42. Smith D. The biology of lichen thalli //Biol. Rev.—1962.— V. 37, N 3—4.— P. 537—576.
43. Smith D. Presidential address. The symbiotic way of life // Trans. British. Mycol. Soc— 1981.—V. 77, N 1.— P. 1—8.
44. Vicente C, Brown D. H., Legaz M. E„ eds. * Surface physiology of lichens. Madrid, Universidad Complutense de Madrid, 1985.— 154 p.

60 коп.

И.А. Шапиро
Загадки растения-сфинкса

Ирина Александровна Шапиро — биолог, один из крупнейших специалистов по физиологии лишайников, интереснейших организмов, представляющих собой уникальное сожительство гриба и водоросли.

Старый пень, поросший лишайниками. *Фото автора*.

Для того чтобы получить ответы на многочисленные вопросы, которые связаны с жизнедеятельностью лишайников, исследователю приходится изменять и совершенствовать методы, применяемые в физиологии растений. И. А. Шапиро — автор более 30 научных работ. В последнее время она изучает влияние загрязнения атмосферы на обмен веществ у лишайников.

Ленинград Гидрометеоиздат 1991